

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Zoología y Antropología Física



**ONTOGENIA Y FILOGENIA DEL MODELADO ÓSEO EN
EL ESQUELETO FACIAL Y LA MANDÍBULA DE LOS
HOMINOIDEOS:
ESTUDIO DE LA LÍNEA FILOGENÉTICA NEANDERTAL
A PARTIR DE LAS MUESTRAS DE ATAPUERCA-sh Y EL
SIDRÓN**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR**

Cayetana Martínez Maza

Bajo la dirección del doctor
Antonio Rosas González

Madrid, 2007

- **ISBN: 978-84-669-3043-7**

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Zoología y Antropología Física

Ontogenia y Filogenia del modelado óseo en el esqueleto facial
y la mandíbula de los hominoideos.
Estudio de la línea filogenética neandertal a partir de
las muestras de Atapuerca-SH y El Sidrón.

Cayetana Martínez Maza
Junio, 2007

CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS
MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES
Departamento Paleobiología

A mi madre y a mi padre

A mi familia

A Manolo

INDICE

Agradecimientos	VII
Capítulo 1: Introducción	1
1. Marco general y objetivos	3
2. Biología craneofacial	7
Crecimiento craneofacial: hipótesis de la matriz funcional	7
Rotaciones durante el crecimiento craneofacial	12
Conceptos básicos del crecimiento por modelado óseo	13
3. Desarrollo del complejo craneofacial: neurocráneo, esqueleto facial y mandíbula	17
Desarrollo prenatal	20
Desarrollo postnatal	21
4. Biología del hueso	23
Composición y células del hueso	23
Desarrollo del hueso: osificación, modelado y remodelado óseo	26
Histomorfología del hueso – tipos de tejido óseo	31
5. Antecedentes: estudios de paleohistología del hueso en el crecimiento craneofacial de los homínidos	36
Capítulo 2: Material	41
1. Homo heidelbergensis	43
Sima de los Huesos (Atapuerca, Burgos)	43
Arago (Tautavel, Francia)	46
2. Homo neanderthalensis	47
El sidrón (Asturias)	47
Zaskalnaya VI (Crimea, Ucrania)	50
3. Material de especies actuales	52
Homo sapiens: colección de esqueletos identificados (Universidad de Coimbra, Portugal)	52
Pan troglodytes y Gorilla gorilla: colección de primates del Museo de Historia Natural (Londres, Reino Unido)	53
Capítulo 3: Métodos y protocolo	57
Metodología	59
1. Réplicas de alta resolución	60
Limpieza del material original	60
Problema de los consolidantes	61
Elaboración de réplicas de alta resolución	62
2. Técnicas de microscopía	64
Preparación de las réplicas de alta resolución para su observación microscópica	65
MLI: una nueva técnica en el estudio del modelado óseo	65

Aplicación del MEB al estudio del modelado óseo	65
Comparación entre el MLI y el MEB	66
Exploración de otras técnicas microscópicas: Microscopio confocal Laser	67
Protocolo de observación de la superficie ósea con microscopio óptico de luz incidente	69
1. Nivel de observación 100X	69
2. Nivel de observación 200X	71
Superficie de textura fibrosa: formación de hueso	71
superficie de textura lagunar: reabsorción de hueso	74
3. Alteraciones que interfieren en la interpretación de la textura ósea	74
 Capítulo 4: Especies fósiles: patrones de modelado óseo y vectores de crecimiento	 79
Homo heidelbergensis	81
1. Atapuerca-sima de los Huesos (Burgos)	81
Patrones de modelado óseo	83
Patrones de modelado óseo común y variabilidad	93
Interpretación del PMOc: vectores de crecimiento	97
2. Arago (Tautavel, Francia)	101
Homo neanderthalensis	103
1. El Sidrón (Asturias)	103
Patrones de modelado óseo	105
Patrones de modelado óseo común	110
Interpretación del PMOc: vectores de crecimiento	111
2. Zaskalnaya VI (Crimea, Ucrania)	113
 Capítulo 5: Especies actuales: patrones de modelado óseo y vectores de crecimiento	 115
Precisiones sobre las descripciones de los patrones de modelado óseo	118
Homo sapiens	119
1. Material	119
2. Patrones de modelado óseo: ejemplares inmaduros	119
Esqueleto facial	119
Mandíbula	128
3. Patrones de modelado óseo: ejemplares adultos	135
Esqueleto facial	135
Mandíbula	142
4. Patrones de modelado óseo común y variabilidad	151
Esqueleto facial: patrones de modelado óseo común	151
Esqueleto facial: inmaduros vs adultos	153
Esqueleto facial: variabilidad	153
Mandíbula: patrones de modelado óseo común	155
Mandíbula: inmaduros vs adultos	158

Mandíbula: variabilidad	159
5. interpretación de los patrones de modelado óseo	161
Esqueleto facial	161
Mandíbula	170
Pan troglodytes	181
1. Patrones de modelado óseo: ejemplares inmaduros	182
Esqueleto facial	182
Mandíbula	188
2. Patrones de modelado óseo: ejemplares adultos	198
Esqueleto facial	198
Mandíbula	204
3. Patrones de modelado óseo común y variabilidad	212
Esqueleto facial: patrones de modelado óseo común	212
Esqueleto facial: inmaduros vs adultos	214
Esqueleto facial: variabilidad	214
Mandíbula: patrones de modelado óseo común	214
Mandíbula: inmaduros vs adultos	216
Mandíbula: variabilidad	217
4. interpretación de los patrones de modelado óseo	218
Esqueleto facial	218
Mandíbula	227
Gorilla gorilla	233
1. Patrones de modelado óseo: ejemplares inmaduros	234
Esqueleto facial	234
Mandíbula	240
2. Patrones de modelado óseo: ejemplares adultos	248
Esqueleto facial	248
Mandíbula	254
3. Patrones de modelado óseo común y variabilidad	265
Esqueleto facial: patrones de modelado óseo común	265
Esqueleto facial: inmaduros vs adultos	267
Esqueleto facial: variabilidad	267
Mandíbula: patrones de modelado óseo común	268
Mandíbula: inmaduros vs adultos	269
Mandíbula: variabilidad	270
4. interpretación de los patrones de modelado óseo	271
Esqueleto facial	271
Mandíbula	280
 Capítulo 6: Procesos de crecimiento	 287
1. El modelo de crecimiento de Enlow	289
2. Procesos de crecimiento en Homo sapiens	293

3. Procesos de crecimiento en <i>Pan troglodytes</i> y <i>Gorilla gorilla</i>	298
4. Procesos de crecimiento en <i>Homo heidelbergensis</i> y <i>Homo neanderthalensis</i>	304
<i>Homo heidelbergensis</i>	304
<i>Homo neanderthalensis</i>	306
5. Variaciones ontogenéticas en el patrón de modelado óseo y el modelo de crecimiento de Enlow	306
 Capítulo 7: Evolución de los patrones de modelado óseo en los primates	 311
1. Comparación de los patrones de modelado óseo	313
Comparaciones de los PMO del esqueleto facial	317
Comparaciones de los PMO de la mandíbula	320
Comparación de las variaciones ontogenéticas del PMO	326
2. Evolución de los patrones de modelado óseo en los primates	328
Cambios evolutivos en el PMO del esqueleto facial	331
Cambios evolutivos en el PMO de la mandíbula	333
Evolución de los PMO en la línea neandertal: <i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	334
 Capítulo 8: Estudio preliminar sobre la velocidad de formación de hueso	 339
Velocidad de formación de hueso en mandíbulas humanas y su relación con la organización microestructural del tejido humano	341
introducción	341
Material	344
Métodos	346
Resultados	348
Discusión	354
Anexos 1-7: protocolos	357
 Conclusiones	 363
 Bibliografía	 367

Agradecimientos

A lo largo de estos años he tenido la enorme buena suerte de conocer a personas maravillosas con las que he disfrutado muy buenos momentos y que me han enseñado a aprender de cada instante. El orden de estos agradecimientos tiene el sentido que dicta mi memoria que aleatoriamente me muestra los mejores recuerdos. De todos modos, sé que se me olvidarán muchísimas personas y pido perdón ... mi cerebro está un poco machacado. Seguro que si no estais en estas páginas os lo he agradecido de palabra y con unas cañas.

En primer lugar, tengo que darle las gracias a mi director de Tesis, el doctor Antonio Rosas. Gracias a él me inicié en este mundo de la antropología y sin su ayuda nunca habría llegado a descubrir todo lo que implica la ciencia. Gracias Antonio por haberme dado la oportunidad de hacer esta tesis, por acogerme, pese a nuestras diferencias, en tu grupo.

Desde que llegué al museo he ido conociendo a personas que ahora forman parte de mi vida, que me han apoyado y me han dado su cariño y con los que he compartido algo más que trabajo. Belén y Juan (y ahora también Iván), Jesús y Elena (aunque nos veamos poco) muchísimas gracias por vuestra amistad, cariño, por escucharme y hablar conmigo, por las cervezas y reuniones gastronómicas, las charlas de todo tipo y la ayuda durante esta tesis que me ha permitido dar muchos pasos y ... por muchísimas cosas. También a José María y Susana (y ahora además Aitana) que me habeis apoyado y me habeis dado vuestro cariño, mil gracias porque en muchos momentos vuestros ánimos me han permitido continuar. Las conversaciones con Markus y Antonio G. Tabernero han sido de gran ayuda, me hubiera gustado poder discutir más cosillas pero hay tiempo para todo. Y a las nuevas incorporaciones Samuel y Almudena, muchas gracias y lo dicho.

Fuera de la paleoantropología pero también en el museo muchísimas gracias a Joaquín, Ana Correas, Antonio G. Valdecasas, Pablo, Israel, Manolo Salesa, Iñigo, Aurelio y muchos más (insisto, no estar en estas páginas no significa que no agradezca sino que la neuronilla no da pa' más). Las sesiones de SEM han sido especialmente agradables gracias a Laura Tormo, que con tremenda paciencia ha escuchado todos mis rollos al tiempo que buscábamos las mejores superficies.

Un mundo distinto son las excavaciones en Atapuerca, donde he conocido a la gente en otro ambiente y donde he aprendido otras cosas que no son sólo investigación, pero muy importantes. De todos he aprendido mucho y del conjunto aún más, mil gracias Isa Cáceres, Isa Expósito, Paola, Marina, Iñaki, Epi, Asier, Anai, Gala ... y a todos que sois muchos (cienes y cienes).

Con cariño quiero agradecer al equipo que excava en El Sidrón y especialmente a Javier Fortea y Marco de la Rasilla por su simpatía y por acogernos como a una familia. Estos tres últimos años he disfrutado de una beca asociada a este proyecto que me han permitido continuar con la tesis. También agradezco a Dan Lieberman y Maureen Devlin su apoyo, su ayuda y su confianza durante mi estancia en el departamento de antropología física en la Universidad de Harvard (con una beca

del Real Colegio Complutense), a Paula Jenkins por su ayuda durante mi estancia en el Natural History Museum en Londres (con una beca SYNTHESYS) y a Eugenia Cunha y Nuno Porto por su ayuda durante mi estancia en el Instituto de Antropología de Coimbra.

A mis amigas de la carrera Noemí, Sara, Laura y Fátima que están ahí a pesar de los cambios, de los años y siempre con la mejor sonrisa. Ya lo sé Noemí, te debo tantos litros de café que mejor será pasar a zumos o algo más ligero. Y a mis amigos de carreras Mariano, Eva, M^a Jesús, Gemma, Janie y muchos más que me han hecho contactar con el mundo exterior, imprescindible para no perder el norte. Este último año han sido fundamentales el apoyo y la ayuda de determinadas personas a las que estoy agradecida de corazón. A Pepe Prado le agradezco el teatro, el cariño, los verbos (psicopatear), las cenas (que han sido también mis comidas) y las charlas. A Jorge Morales el esqueleto del discurso y el cariño. A Jorge Cubo le agradezco los ánimos que, seguro que sin saberlo, me ha dado desde el congreso internacional de vertebrados en Miami y siempre que le he preguntado por la histología del hueso. Y a Agustín Zapata por estar cuando necesitaba aclararme, saber, decidir, por darme ánimos, por el cariño, exposiciones y por las charlas. Muchísimas gracias.

Rosa, muchísimas gracias. En estos años la amistad y el cariño han estado presentes, tu apoyo, tus ánimos, las charlas con una caña o más... Muchas gracias por todo.

Carolina (hermanita) muchísimas gracias por todo, por tu cariño, tu ayuda, apoyo, confianza, por lo que me has enseñado, por tu forma de ser y de ver lo que te rodea, por tu energía, tu musicalidad ... realmente te conocí en Boston-Preston Road y he aprendido muchísimo contigo. Parece increíble como pasa el tiempo ... con Niels y Tomas.

Por fin, Raquel. Ya he acabado. Muchas gracias por estar ahí, por escucharme, por los buenos momentos que hemos compartido, por el granizado que casi nos deja sin garganta, por el cine, por las salidas por Burgos (imposible recordarlo sin partirme de risa), por las llamadas para animarme y por el cariño.

En el ámbito familiar (zona cero) y comenzando por los inertes, quiero agradecer al imac flower power que gustosamente Manolo dió por perdido cuando vió que no me separaba de él. Mas que un ordenador personal es un ordenador personificado, al que agradezco soportar miles de programas abiertos durante días y los cambios de humor transmitidos a través de los golpes-caricias con los que tecleaba.

A mi familia en Esperanza, Taco y las tres ratoncitas (en mis recuerdos), mis amorosísimos Pink y Floyd, el "espídico" Jodorowsky (Jodo para los amigos) y a todas las plantitas. En este sector, también entra Raspa el malagueño con su impresionante muestra de sumisión y su gusto por las cebollas. A mi madre, a mi padre, a mis hermanos Clelia, Rodrigo, Ximena e Ildiko mil gracias. Cada uno y todos me habeis dado fuerzas para seguir adelante, me habeis enseñado cómo afrontar los malos momentos y me habeis animado en todo lo que he hecho. Especialmente y con mas cariño del que puedo expresar, muchísimas gracias mamá y luiching (papá en pepinching) por estar siempre con

vuestro amor incondicional y porque si he llegado hasta aquí es gracias a vosotros. También muchas gracias a ti Ildikito que estos últimos meses, quizás el último año, me has hecho la comida y me has separado del ordenador para payasear y reirnos de las tonterías que se leen en las cajas de galletas, las vacaciones de los niños por el desove del escrei (?) –aprende con Canales–, las pelling, Gorillas on my mind y muchas más chirimoyeces. Y sobre todo, y aunque no lo entienda, a la personita más guapa, simpática, inteligente, graciosa (podría seguir y no me cansaría) ... a la inyección de energía más enorme que he tenido: Claudia (the next generation) ... que me la como!!!. No se me olvidan, los afectados colateralmente que me han estado animando siempre que nos veíamos, Mario, Isabel y Gabi. Y tampoco me olvido de dar mil gracias a Teresa por su cariño, su preocupación y las comidas ricas, muchas gracias.

Y a ti, Manolo, gracias, gracias por todo. Lo que siento es imposible escribirlo porque no sería todo. Por mas que lo intento cualquier expresión me parece incompleta ... y es frustrante ... Tu y yo sabemos todo lo que implica este gracias, porque lo hemos vivido (es patente) ... sigamos en sentido contrario mientras me descubres tu música. Gracias.

Esta tesis ha sido posible gracias a financiación proveniente de los proyectos BOS 2003-01531, CGL 2006-02131 y el Convenio del Principado de Asturias, Universidad de Oviedo-CSIC

CAPÍTULO 1

Introducción

1. Marco general y objetivos

La presente tesis aborda el estudio del cráneo de los homínidos y su evolución a través del análisis de los procesos de desarrollo del esqueleto facial y la mandíbula. El estudio de la evolución biológica desde una perspectiva ontogenética, resumida en la expresión: relaciones ontogenia-filogenia (Gould, 1977), tiene una larga tradición en la historia de la biología (ampliamente comentada en Gould, 1977) que ha resurgido con gran fuerza en las últimas décadas con los extraordinarios avances en la Biología del Desarrollo, debido en gran medida a la aplicación de técnicas e ideas de la genética al proceso del desarrollo. El resultado ha sido la aparición de una nueva disciplina científica denominada “Biología Evolutiva del Desarrollo” (*Evolutionary Developmental Biology: evo-devo*) que trata de identificar los mecanismos de desarrollo que subyacen a los cambios evolutivos en el fenotipo de los organismos (Hall, 2003a).

Desde que Darwin (1859) definió la evolución como “descendencia con modificación”, un problema central para los biólogos evolutivos ha sido comprender cómo cambia la forma durante la evolución (Hall, 2003b). Sin embargo, la teoría evolutiva se ha ocupado en buena medida de cómo las mutaciones, la selección natural y otros procesos producen cambios en la frecuencia de los genes dentro de las poblaciones. Este vacío artificial entre genes y forma queda rellenado por el desarrollo, de forma que la morfología resulta del desarrollo y este de los programas de regulación genética (Maynard Smith, 2000). Como afirma Hall (2003a), la evo-devo abre así “la caja negra entre genotipo y fenotipo”. Los cambios en el momento o la posición de aspectos del desarrollo en un descendiente respecto a su ancestro (heterocronía y heterotopia) ya fueron identificados como posibles mecanismos evolutivos por Ernst Haeckel en los años 70 del siglo XIX. Desde entonces, muchos otros mecanismos han sido identificados, desde las interacciones entre células, la diferenciación y migración celular, la inducción embriológica, las interacciones funcionales a nivel de tejidos y órganos, hasta el crecimiento. Dentro de este conjunto de procesos emergentes, las redes y cascadas génicas (los módulos genéticos) asocian el genotipo con las unidades morfogenéticas (los módulos celulares, *i.e.* capas germinales, campos embrionarios y condensaciones celulares) mientras que los procesos epigenéticos como la inducción embriológica, las interacciones tisular y la integración funcional, unen las unidades morfogenéticas al fenotipo. De esta manera, la evolución de la diversidad puede ser relacionada con la evolución de los

programas de regulación genética (Carroll *et al.*, 2001). La capacidad de reunir desarrollo y evolución, morfología y genes han convertido a la Evo-Devo, más que en una rama de la biología del desarrollo, en una nueva disciplina que busca comprender, entre otras cosas, cómo las modificaciones del desarrollo y los procesos de desarrollo llevan a generar novedades evolutivas, la plasticidad adaptativa del desarrollo en la evolución de la historia biológica (*life-history*), cómo la ecología impacta sobre el desarrollo para modular el cambio evolutivo y la base del desarrollo de la homoplasia y la homología.

En el campo de la paleoantropología, el interés por esta disciplina ha estado motivado por los graves problemas detectados en los análisis clásticos basados en caracteres esqueléticos. Se ha comprobado que las filogenias inferidas a partir de datos morfológicos presentan un alto grado de incongruencia con aquellas extraídas de caracteres moleculares, consideradas más fiables. Este problema queda claramente ilustrado por los análisis de las relaciones de nuestra especie con gorilas y chimpancés (Collard & Wood, 2000). La validez de los datos morfológicos también se ha cuestionado por la poca robustez y la alta conflictividad de las hipótesis obtenidas en los homínidos fósiles (Harrison, 1993; Corruccini, 1994; Wood & Collard, 1999). Este problema es especialmente importante en el esqueleto craneofacial, un elemento clave en los estudios de sistemática de homínidos. Sin embargo, en un estudio para demostrar la fiabilidad de las hipótesis filogenéticas humanas, Collard y Wood (2000; 2001) concluyen que la morfología craneofacial no puede ser utilizada para reconstruir satisfactoriamente las relaciones filogenéticas de primates y humanos, aunque otros investigadores indican que diferentes regiones craneales, particularmente la base del cráneo, pueden proporcionar información filogenética válida (Olson, 1981; Lieberman, 1995; Wood & Lieberman, 2001).

La aparición reiterada de homoplasia (convergencia y paralelismo) así como la dificultad en la identificación de caracteres independientes han llevado a cuestionar la utilidad de la morfología en la reconstrucción de la filogenia. La identificación de homologías es especialmente difícil en los homínidos fósiles, tanto por lo fragmentario del material existente, como por tratarse de restos de tejidos duros (huesos y dientes) que cambian dinámicamente en el desarrollo respondiendo a estímulos no genéticos. Estas circunstancias han despertado la necesidad de entender cómo se organizan y relacionan las estructuras fenotípicas y en qué modo, si alguno, se pueden identificar caracteres homólogos e independientes. El único modo de abordar este profundo problema biológico es

mediante el conocimiento de los procesos de desarrollo y diferenciación (Lieberman, 1995). En el sistema craneofacial, la información de su desarrollo y función –incluyendo el análisis histológico de los huesos para la elaboración de patrones de crecimiento, los estudios experimentales de biomecánica, los análisis de relaciones espaciales entre las distintas regiones craneofaciales o los análisis del efecto del tamaño sobre la forma, *i.e.*, alometría– es imprescindible para el reconocimiento de homologías (Lieberman, 2000). Pero los conceptos y técnicas de la *evo-devo* permiten ir más allá de la identificación de caracteres morfológicos homólogos. Nos permite comparar directamente los procesos de desarrollo de las especies y relacionarlos con los cambios de su morfología craneofacial. En este sentido, la presente tesis, mas que analizar las relaciones filogenéticas entre los homínidos, analiza los procesos de crecimiento de varias especies de primates no humanos y de homínidos fósiles y actuales y su relación con la morfología craneofacial así como los cambios sucedidos a lo largo de su evolución.

¿Cómo abordar el estudio de procesos dinámicos desde el registro fósil? La respuesta a esta cuestión no resulta inmediata dada la complejidad del tema, pero la conjunción de información procedente de la biología craneofacial y ortodoncia, junto con la anatomía comparada de especies de primates vivos, sus secuencias de desarrollo, el estudio de la variabilidad y la interpretación del cambio evolutivo a través de los fósiles es la base de esta aproximación. En este sentido, el conocimiento de los procesos histológicos directamente relacionados con el crecimiento constituye un elemento de observación directo del desarrollo craneofacial. Los diferentes patrones estructurales del cráneo y del esqueleto facial de los homínidos se corresponden con un patrón específico de actividad histológica que queda reflejado en un mosaico de campos de actividad (Enlow, 1982; Bro-mage, 1989; Martínez-Maza, 2002; Martínez-Maza *et al.*, 2006). Fueron Enlow (1963) y Enlow y Harris (1964) los primeros en estudiar y establecer este conjunto de actividades histológicas que tienen lugar en las superficies del hueso durante la ontogenia del individuo. El proceso de crecimiento por modelado óseo implica la actividad coordinada de células que forman hueso (osteoblastos) y células que lo reabsorben (osteoclastos), cuyas actividades dejan rasgos microscópicos característicos sobre las superficies del hueso. El modelado óseo constituye el mecanismo histológico a través del cual el hueso mantiene sus relaciones espaciales y funcionales a medida que aumenta su tamaño durante la ontogenia. Técnicamente, el estudio de estas actividades se ve facilitado por el hecho de que estos rasgos pueden ser fielmente reproducidos mediante el uso de réplicas de alta resolución y posteriormente analizados con técnicas de microscopía.

Objetivos

En esta tesis pretendemos utilizar los patrones de modelado óseo para determinar los procesos de crecimiento del esqueleto facial y la mandíbula de varias especies de homínidos fósiles y actuales y asociarlos con su morfología craneofacial como forma de comprender los cambios que ha experimentado el complejo craneofacial durante la evolución de este grupo. Se prestará especial atención a la línea neandertal (*Homo heidelbergensis* y *Homo neanderthalensis*), uno de los grupos fósiles de homínidos más estudiados y de los que se dispone de una colección especialmente rica procedente de los excepcionales yacimientos de Atapuerca SH (*H. heidelbergensis*) y El Sidrón (*H. neanderthalensis*). Esto nos permitirá estudiar en detalle los cambios en los procesos de crecimiento ocurridos en la evolución de esta línea filogenética, y compararlos con los procesos de crecimiento de *Homo sapiens*. Este objetivo general puede dividirse en los siguientes objetivos parciales:

1. Elaborar los patrones de modelado óseo del esqueleto facial y la mandíbula de los especímenes de las muestras de las especies fósiles *H. heidelbergensis* y *H. neanderthalensis* y de las especies actuales *H. sapiens*, *P. troglodytes* y *G. gorilla*.
2. Averiguar si existe un patrón de modelado óseo característico de cada especie y en caso afirmativo determinarlo. Se diferenciarán los patrones de modelado óseo de los individuos inmaduros y adultos de cada especie.
3. Comparar los patrones de modelado óseo de individuos inmaduros y adultos de cada especie para determinar y evaluar las variaciones del patrón de modelado óseo durante la ontogenia de cada especie.
4. Interpretar el patrón de modelado óseo de cada especie en el marco teórico de la biología craneofacial y establecer la dirección de los vectores de crecimiento de cada región facial y mandibular dentro del sistema craneofacial.
5. Establecer el modelo de crecimiento del conjunto del esqueleto facial y la mandíbula en cada especie.
6. Comparar los patrones de modelado óseo de las especies analizadas y los de otras especies de homínidos fósiles y cercopitécidos actuales procedentes de estudios previos para identificar las diferencias y similitudes existentes en los homínidos.
7. Analizar los cambios ocurridos en los patrones de modelado y en los procesos de crecimiento derivados durante la evolución de los homínidos, con especial atención a los cambios ocurridos en las especies de la línea neandertal.

8. Por último, pretendemos realizar un análisis preliminar de la velocidad de formación de hueso en mandíbulas humanas y elaborar de un mapa de velocidades de formación ósea relativas.

2. Biología Craneofacial

La interpretación de los patrones de modelado óseo se realiza en el marco teórico de la biología craneofacial, a partir del cual podemos inferir los procesos dinámicos del crecimiento. Para ello, es necesario conocer los componentes del complejo craneofacial y las dinámicas de crecimiento que en él ocurren. A continuación, explicamos los conceptos teóricos básicos del complejo craneofacial.

El crecimiento craneal implica cambios temporales en el tamaño, forma y localización de los elementos esqueléticos de forma compleja que componen el complejo craneofacial (Moss & Salentijn, 1969a; 1969b; Moss, 1972; Moss *et al.*, 1980; 1985). El estudio del crecimiento craneofacial realizado por Moss y colaboradores mediante el análisis craneal funcional –*functional cranial analysis*– ha dado lugar al marco teórico sobre el crecimiento craneofacial que se sintetiza en la hipótesis de la matriz funcional –*Functional Matrix*. La hipótesis de la matriz funcional es el principio teórico más aceptado y a partir del cual se han desarrollado hipótesis sobre desarrollo y crecimiento craneofacial.

Crecimiento Craneofacial: Hipótesis de la Matriz Funcional

El cráneo está formado por una serie de componentes funcionales que realizan determinadas funciones. A su vez, cada uno de estos componentes está compuesto por dos elementos: 1. una *matriz funcional* que lleva a cabo la función y 2. una *unidad esquelética* cuyo papel biomecánico es proteger y/o soportar a su matriz funcional específica. Los datos obtenidos por Moss y colaboradores demuestran que todos los cambios ocurridos durante el crecimiento en el tamaño, la forma y la posición espacial, así como todo el mantenimiento de todas las unidades esqueléticas son respuestas secundarias, compensatorias y mecánicamente obligatorias a los cambios principales temporales y operativos de sus matrices funcionales específicas (e.g. células no esqueléticas, tejidos, órganos y volúmenes) (Moss & Salentijn, 1969a; 1969b; Moss, 1972; 1997a; Moss *et al.*, 1980; 1985). De forma más precisa, la hipótesis de la matriz funcional propone que los factores y los procesos epigenéticos y extraesqueléticos son la causa previa, próxima, extrínseca y primaria de todas las respuestas adaptativas y secundarias de los tejidos esqueléticos y los órganos. La respuesta de las unidades esqueléticas (hueso y cartílago), células y tejidos no están re-

gulados directamente por el genoma celular, más bien la información adicional, extrínseca y epigenética se crea por las operaciones de la matriz funcional (Moss, 1997a).

La hipótesis de la matriz funcional expresa la dependencia de la forma y el tamaño del esqueleto craneofacial al crecimiento y la demanda funcional impuesta por los tejidos blandos circundantes. Cualquier hueso crece como respuesta a las relaciones funcionales que operan en relación a dicho hueso. De este modo, el hueso no regula ni el ritmo ni las direcciones de su propio crecimiento, el factor determinante real del proceso de crecimiento del esqueleto es la matriz funcional de tejidos blandos. Según la hipótesis de la matriz funcional, el complejo craneofacial está constituido por la integración de un elevado número de componentes funcionales.

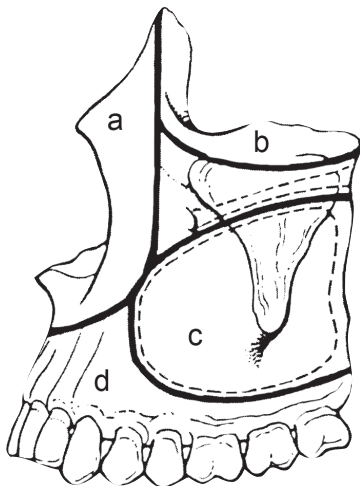


Figura 1.1. La figura muestra las unidades microesqueléticas de la región maxilar. **a:** unidad nasal; **b:** unidad orbital; **c:** unidad pneumática; **d:** unidad alveolar. Modificado de Moss & Greenberg (1967).

Las unidades esqueléticas, a las que hace referencia la hipótesis de matriz funcional, pueden componerse de hueso, cartílago y tejido tendinoso. Estas unidades no son equivalentes a los “huesos” como se entiende en la definición formal osteológica. Un “hueso” puede estar formado por un determinado número de unidades esqueléticas que se denominan unidades microesqueléticas; por ejemplo, tanto la maxila como la mandíbula están formadas por un número de unidades microesqueléticas contiguas (Figura 1.1). Cuando porciones contiguas de un número de “huesos” vecinos se unen para realizar una función como un único componente craneal, se denominan **unidades macroesqueléticas**; por ejemplo, es el caso de la superficie endocraneal.

Por su parte, el término matriz funcional no coincide exactamente con lo que se conoce como “tejidos blandos” (músculos, glándulas, nervios, vasos sanguíneos, grasa, etc), aunque todos ellos se incluyen dentro de dicho concepto. La hipótesis de la matriz funcional distingue dos tipos de matrices funcionales: capsular –*capsular matrix*– y perióstica –*periosteal matrix*– (Moss, 1960; 1972; 1997a;b; c; d; Moss & Rankow, 1968; Moss & Salentijn, 1969a; b; Moss *et al.*, 1972). Desde el punto de vista de los procesos dinámicos del crecimiento, el crecimiento craneofacial es una combinación de la actividad de estos dos tipos de matrices funcionales. Las matrices capsulares son las responsables del crecimiento de translación, es decir, de los cambios en la posición, mientras que las matrices periósticas son responsables del crecimiento por transformación, es decir, de los cambios en el tamaño y la forma (Moss & Salentijn, 1969a).

La matriz funcional capsular se refiere al crecimiento de los componentes

craneales con objeto de desarrollar y mantener los espacios necesarios para el desarrollo de funciones dentro de una serie de cápsulas craneales (las órbitas, la cavidad craneal, nasal, oral, las cápsulas auditivas o la cavidad faríngea) (Figura 1.2). Por ejemplo, los componentes craneales que comprenden la región neural se encuentran dentro de la cápsula neurocraneal, mientras que los componentes que forman la región bucal se localizan dentro de la cápsula orofacial. La matriz capsular neurocraneal está formada por el cerebro, las leptomeninges y el fluido cerebroespinal, mientras que la matriz capsular orofacial está formada por el espacio funcional oronasofaríngeo. En general, las cápsulas neurocraneal y orofacial actúan rodeando y protegiendo sus respectivas matrices capsulares. Como resultado del crecimiento la unidad esquelética que rodea cada cápsula es trasladada y compensada por medio del mecanismo de modelado óseo en los márgenes de las suturas y en la superficie del hueso (Moss & Salentijn, 1969) (Figura 1.3).

La matriz funcional perióstica –generalizada en los músculos– actúa directamente sobre los márgenes de las suturas y las superficies del hueso, alterando el tamaño y la forma de un hueso mediante los procesos de deposición y de reabsorción. Este proceso de transformación ósea es una respuesta compensatoria obligada por la demanda funcional de las matrices periósticas de tal modo que los requerimientos para mantener el

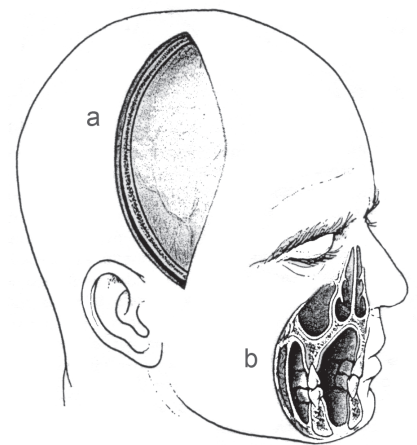


Figura 1.2. El dibujo muestra las matrices capsulares neurocraneal (a) y orofacial (b). La matriz capsular neural consiste en toda la masa neural incluida la dura madre, mientras que la matriz capsular orofacial consiste en dichos espacios funcionales. En ambos casos, las unidades esqueléticas se encuentran incluidas dentro de sus respectivas cápsulas.

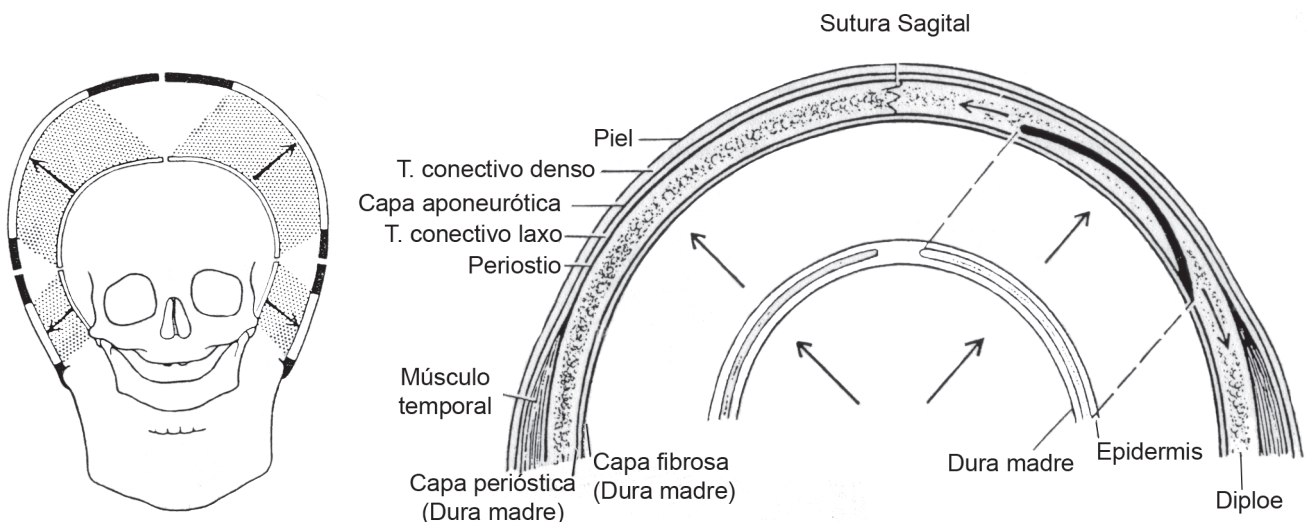


Figura 1.3. Izquierda: crecimiento expansivo del neurocráneo humano incrementando el tamaño de la cápsula neural y moviendo los huesos craneales hacia fuera. La formación ósea en las áreas suturales (en negro) compensa la expansión, manteniendo las áreas suturales intactas. Derecha: detalle de la expansión de la cápsula neurocraneal como respuesta a la expansión de la masa neural. A medida que la cápsula se expande, los tejidos esqueléticos craneales son trasladados espacialmente como respuesta al crecimiento de la matriz capsular. Al mismo tiempo, estas unidades esqueléticas responden alterando a sus matrices periósticas funcionales. Estas matrices también se expanden espacialmente y en grosor afectando a las tablas interna y externa y al diploe. En el caso de que sólo se trasladara se observaría el caso de la derecha. Modificado de Moss & Young (1960) y Moss & Saletijn (1969)

músculo y otros tejidos blandos relacionados con los huesos sean satisfechos. La matriz perióstica regula los procesos del crecimiento activo del tejido esquelético, que se observa histológicamente. Estas respuestas a la matriz perióstica incluyen a los procesos molecular y celular que subyacen a los procesos de crecimiento esquelético: deposición, reabsorción y mantenimiento. Estudios histológicos sobre la adaptación de los tejidos óseos demuestran que: 1. las superficies de los tejidos que se adaptan muestran simultáneamente deposición, reabsorción y mantenimiento; 2. la adaptación es un proceso tisular, de modo que la formación y el mantenimiento lo llevan a cabo los osteoblastos; y 3. existe una clara separación entre los osteoblastos activos y las células osteoblásticas quiescentes –*lining cells*– (Moss, 1997a).

La revisión de la hipótesis de la matriz funcional realizada por Moss (1997a, b, c, d) pone de manifiesto la necesidad de conocer qué ocurre en los niveles moleculares, celulares y tisulares durante los procesos dinámicos del crecimiento craneofacial. Con este fin, la hipótesis de la matriz funcional incluye dos conceptos complementarios: mecanotransducción –*mechanotransduction*– y red celular ósea interconectada –*osseous connected cellular network*– (Moss, 1997a, b). La mecanotransducción es el proceso por el cual la energía mecánica es transformada en señales eléctricas y/o bioquímicas (Moss, 1997a, b; Burger & Klein-Nulend, 1999). En este punto, la red celular ósea interconectada juega un papel importante. La red celular ósea interconectada, denominada por Burger y Klein-Nulend (1999) red lacuno-canalicular –*lacuno-canalicular network*–, es una red tridimensional de células óseas, excepto osteoclastos, que permanecen interconectadas mediante uniones gap con las células de la superficie del hueso y con los osteocitos vecinos a través de los procesos canaliculares o canaliculi. Esta red es “sensible” a la información procedente de la matriz funcional perióstica que se transforma en señales que se transmitan intercelularmente y que permiten la adaptación del hueso (Moss, 1997b; Burger & Klein-Nulend, 1999). De esta manera sería posible explicar la formación de hueso en un punto como consecuencia del sobreuso o bien la reabsorción de hueso debido al desuso (Figura 1.4).

La inclusión de estos conceptos y de datos relacionados con los mecanismos celulares óseos inter- e intracelulares y los procesos de mecanotransducción y la organización del hueso como una red celular conectada ofrece una explicación de la hipótesis de la matriz funcional que se extiende desde los factores epigenéticos de la contracción muscular y hasta la regulación del genoma de las células óseas (Moss, 1997a, b, c, d).

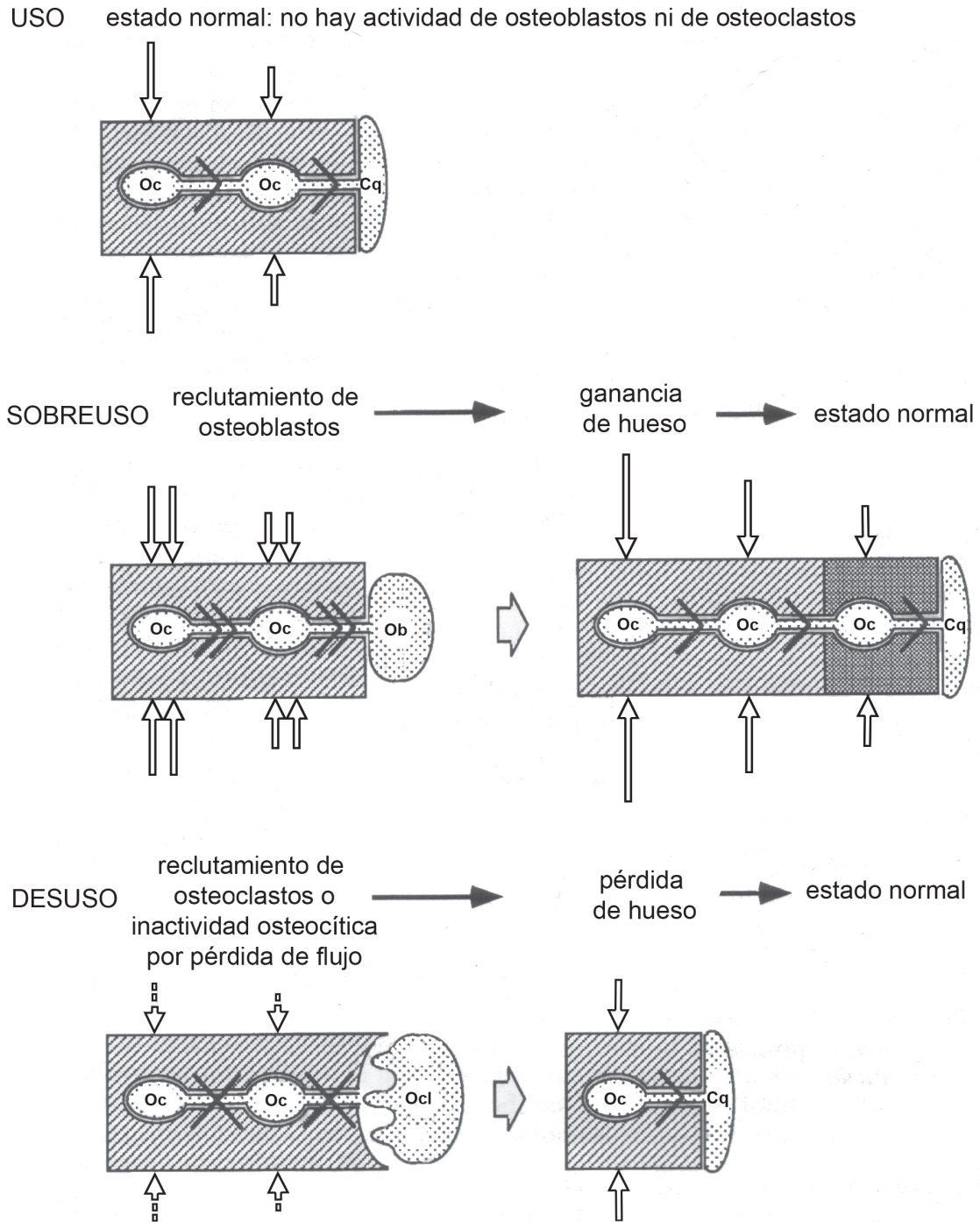
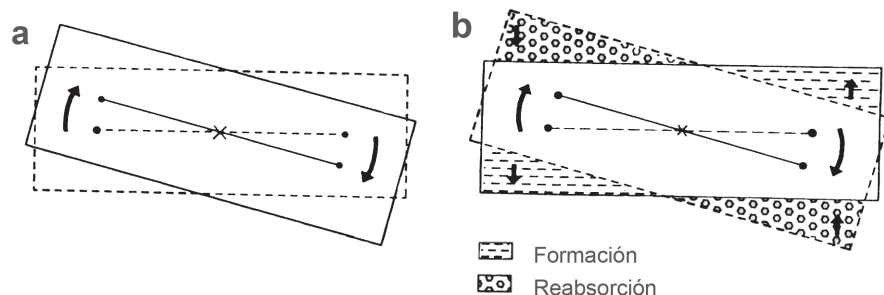


Figura I.4. El esquema representa cómo la red osteocítica podría regular el mecanismo de modelado óseo. Uso: un estado normal de uso biomecánico asegura el nivel basal de fluido a través de red lacuno-canalicular, como indica la flecha que los atraviesa. Este flujo basal permite que los osteocitos sean viables y asegura la activación de los osteocitos que suprimen la actividad osteoblástica y el ataque osteoclástico mediante señales. Sobreuso: los osteocitos están sobreactivados por el aumento del flujo (dobles flechas) induciendo la liberación de señales para reclutar osteoblastos. Seguidamente, la formación de hueso reduce el sobreuso hasta que el uso mecánico normal se restablece y por tanto restableciendo el estado normal de flujo basal. Desuso: los osteocitos se inactivan por pérdida de flujo (cruces a través de los canaliculi). La inactivación puede o inducir la liberación de señales para reclutar osteoclastos o por la pérdida de señales que supresoras de osteoclastos, o ambas. Seguidamente, la reabsorción osteoclástica restablece el uso mecánico normal y flujo basal. Oc: osteocito; Ob: osteoblasto; Cq: célula quiescente (lining cell); Ocl: osteoclastos; flechas blancas: dirección y magnitud de la carga mecánica; área rallada: matriz ósea mineralizada; área gris: matriz ósea recién formada. Modificado de Burger & Klein-Nulend (1999).

Rotaciones durante el crecimiento craneofacial

La teoría de la matriz funcional es compatible con los conceptos propuestos por otros autores respecto al papel del desplazamiento espacial y los procesos de modelado óseo en la morfogénesis craneofacial. En este sentido, hay que destacar el concepto de rotación *–growth rotation–* en el crecimiento y desarrollo craneofacial introducido por Björk (1955). Los estudios realizados utilizando implantes metálicos permitían observar en radiografías las rotaciones de los componentes del esqueleto facial y la mandíbula durante el desarrollo del individuo (Björk, 1955; 1969; 1991; Björk & Skieller, 1972; 1983; Dibbets, 1985; Björk *et al.*, 1995). En estos trabajos se observan y definen tres formas de rotación: matricial, intramatricial y total (Figura 1.5). La rotación matricial *–matrix rotation–* es la rotación de un hueso con su matriz o cápsula perióstica en su articulación, mientras que la rotación intramatricial *–intramatrix rotation–* es la rotación del hueso dentro de la matriz perióstica. La combinación de la rotación matricial y la intramatricial se conoce como rotación total. Hay que señalar que en los estudios de Björk y colaboradores el término “matriz” es distinto al concepto de “matriz funcional” de Moss (Moss & Salentijn, 1969) y se deriva únicamente a partir de consideraciones osteológicas (Dibbets, 1985). La confusión terminológica también afecta a los conceptos de rotación. En una revisión realizada por Solow y Houston (1988) y centrándose en la mandíbula como objeto de estudio, se “redefinen” estas rotaciones con el fin de eliminar confusión que existía en el uso de estos conceptos. De este modo, la rotación total se denomina rotación verdadera de la mandíbula y se observa por ejemplo en la rotación que existe entre la mandíbula y la base del cráneo. La rotación matricial se denomina rotación aparente de la mandíbula, y se refiere al cambio angular de la línea mandibular en relación a la base anterior del cráneo como resultado de la rotación verdadera de la mandíbula y el proceso de modelado óseo en el borde inferior de la mandíbula. Cualquiera que sea la terminología utilizada, es patente la existencia de estos distintos tipos de rotaciones en el complejo craneofacial, hecho recogido en los trabajos posteriores de crecimiento y desarrollo craneofacial, y de forma particular en los trabajos de Enlow y colaboradores.

Figura 1.5. Formas de rotación. (a) Rotación matricial. La matriz y el cuerpo óseo incluido en ella rotan conjuntamente. La matriz cambia su inclinación sin cambiar de forma. El cuerpo sigue la rotación de la matriz y su eje cambia de inclinación en el espacio. (b) Rotación intramatricial. Debido a la actividad celular perióstica, el cuerpo óseo rota dentro de la cápsula de tejido blando y el eje del cuerpo cambia su inclinación en el espacio. La superficie del hueso sufren un proceso de modelado óseo compensando y la matriz permanece en su inclinación estable en el espacio. Tomado de Björk (1991).



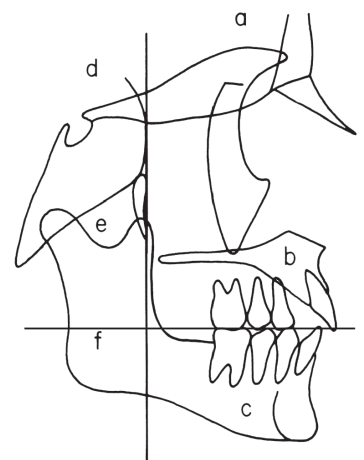
Los distintos huesos que componen el complejo craneofacial están íntimamente relacionados por contacto directo o por el efecto de su crecimiento sobre otros componentes alejados de éste con el que no mantienen contacto. Partiendo de este hecho, Enlow y colaboradores (1982; Enlow *et al.*, 1971; 1988) proponen el principio de las contrapartes del crecimiento craneofacial, que establece que el crecimiento de una parte del esqueleto facial o del cráneo se relaciona específicamente con una contraparte estructural y geométrica de la cara y el cráneo. Estas relaciones regionales ocurren a través de todo el complejo craneofacial, de manera que una parte regional y su contraparte particular aumentan de tamaño en la misma medida, dando como resultado un crecimiento proporcionado o equilibrado. Esta es la base que determina la existencia o falta de equilibrio en cualquier región, de modo que los desequilibrios se producen por diferencias en los grados y las direcciones respectivas de crecimiento entre las partes y las contrapartes. Existen muchas combinaciones entre partes y contrapartes en todo el cráneo que permiten valorar el crecimiento de la cara y las relaciones morfológicas entre todos sus componentes estructurales.

Para establecer estas relaciones se toman como referencia dos planos, un plano horizontal que corresponde al plano oclusal y un plano vertical que es el plano pterigomaxilar o plano PM, de manera que las direcciones y los cambios en el crecimiento puedan ser visualizados. El plano PM es un plano anatómico natural que representa el contacto entre determinados puntos del esqueleto facial y del cráneo que son clave para la comprensión del crecimiento, modelado óseo y desplazamientos. Tomando como referencia este plano PM se establecen determinadas relaciones partes contrapartes (Figura 1.6). El lóbulo frontal, la fosa craneal anterior, la parte superior del complejo etmomaxilar, el paladar y la arcada maxilar, la arcada mandibular y el cuerpo mandibular son todas contrapartes unas de otras situadas por delante del plano PM. Todas estas partes presentan sus límites posteriores en la línea PM. Del mismo modo, el lóbulo temporal, la fosa craneal media, la rama mandibular y la región posterior del espacio faríngeo son contrapartes unas de otras situadas por detrás del plano PM. Los límites anteriores de estas estructuras anatómicas se ubican en esta línea. En general, estas relaciones se han observado en todos los mamíferos (Enlow & Azuma, 1975; Enlow, 1982; Enlow & Hans, 1996; McCarthy & Lieberman, 2001). Además, el crecimiento de cada región de la cara implica dos factores básicos: (1) cuánto/la cantidad de crecimiento que ha crecido una parte determinada, y (2) la dirección de crecimiento de esa parte.

El crecimiento del complejo craneofacial consiste no sólo en el aumento de tamaño sino también en un proceso gradual de maduración del con-

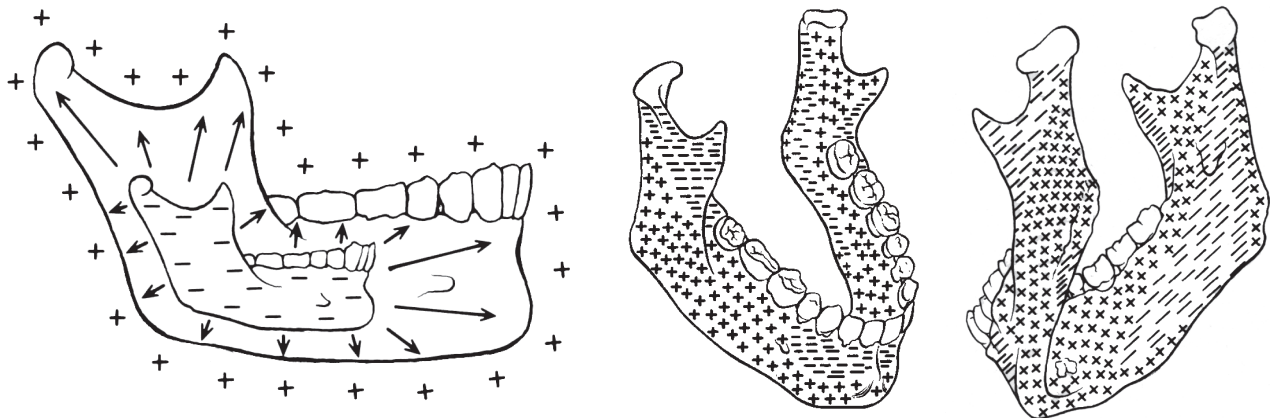
Conceptos básicos del crecimiento por modelado óseo

Figura 1.6. El esquema muestra una línea vertical que representa al plano PM y una línea horizontal al plano oclusal. Tomando como referencia el plano PM se consideran las relaciones partes-contrapartes. Por delante del plano PM (a) fosa craneal anterior, (b) maxilar y (c) cuerpo mandibular y por detrás del plano PM (d) fosa craneal media, (e) espacio faríngeo y (f) rama mandibular. Tomado de Enlow (1982)



junto de órganos y tejidos diferentes interrelacionados (Enlow, 1982). Este proceso requiere de incontables ajustes en los ritmos de crecimiento de las distintas partes (crecimiento diferencial) así como de los desplazamientos necesarios para recuperar el equilibrio funcional. Estos desplazamientos son consecuencia directa del crecimiento y son considerados como movimientos de crecimiento. Para explicar los distintos movimientos que se producen durante el crecimiento del complejo craneofacial es necesario conocer cómo ocurre el crecimiento de un hueso. El incremento de tamaño de un hueso no ocurre de manera isométrica mediante deposición de hueso nuevo uniformemente sobre las superficies externas, con la correspondiente reabsorción ósea de las superficies internas (Figura 1.7a). Los huesos presentan un crecimiento diferencial mediante el mecanismo de modelado óseo, de modo que se observa formación de hueso nuevo sobre la superficie orientada hacia la dirección de crecimiento, mientras que la superficie orientada en sentido contrario es de reabsorción (Figura 1.7b). Este crecimiento da lugar a la presencia de campos de formación y de reabsorción de hueso en las superficies externas (periostio) y en las internas (endostio) que en conjunto se denomina patrón de modelado óseo. Además, determinadas áreas de un hueso muestran distinta tasa de actividad celular, en otras palabras, unas áreas crecen más rápido que otras. Gracias a este crecimiento diferencial por modelado óseo el hueso aumenta de tamaño conservando su forma y manteniendo el equilibrio funcional dentro del complejo craneofacial (Enlow, 1982).

Figura 1.7. (a) crecimiento isométrico de una mandíbula mediante formación ósea en toda la superficie externa del hueso y reabsorción en la superficie interna. (b) patrón de modelado óseo de la mandíbula de *Homo sapiens* obtenido por Enlow & Harris (1964). Se observa el mosaico de campos de formación y reabsorción de hueso en la superficie externa de la mandíbula. Tomado de Enlow (1982).

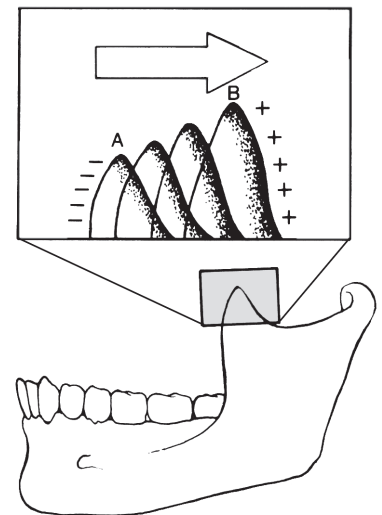


Durante el incremento de tamaño de cada hueso del complejo craneofacial se producen dos tipos básicos de movimientos de crecimiento que ocurren casi simultáneamente: la deriva cortical y el desplazamiento. La deriva cortical –*cortical drift*– es el proceso de modelado óseo que permite el incremento de tamaño y es un movimiento de crecimiento directo producido por la combinación de formación de hueso nuevo en un lado

de la cortical y reabsorción en el lado opuesto (Enlow, 1963; 1982). Durante la deriva cortical cada parte de un hueso se mueve de una posición a otra conforme aumenta el tamaño global del hueso, produciendo un cambio en la forma y el tamaño de cada región. Por ejemplo, la rama mandibular se mueve progresivamente en una posición posterior mediante una combinación de deposición y reabsorción de hueso. Simultáneamente la parte anterior de la rama se incorpora como parte posterior del cuerpo, produciéndose una elongación del cuerpo mandibular. Este movimiento secuencial progresivo de una región de un hueso durante el aumento de tamaño del hueso se conoce como reubicación *–relocation*. La rama se reubica posteriormente y la parte posterior del cuerpo que se alarga se reubica en un área previamente ocupada por la rama (Figura 1.8). Por tanto, el mismo proceso de crecimiento por modelado óseo permite el aumento de tamaño de cada parte de un hueso, la reubicación secuencial de cada uno de las regiones de un hueso permitiendo el incremento de tamaño global del hueso, “mantener” la forma básica del hueso para que realice sus funciones y llevar a cabo los ajustes regionales estructurales para que exista un equilibrio funcional de todos los huesos y los tejidos blandos que componen el complejo craneofacial (Enlow, 1982). El concepto de deriva cortical sería homólogo al concepto de matriz funcional perióstica de Moss (1997a; b; c; d) y además contribuiría al intercambio de información con los tejidos blandos de modo que cuando los cambios en el tamaño, forma, propiedades biomecánicas del hueso se encuentren en equilibrio con los requerimientos funcionales, la actividad osteogénica se detenga (Enlow, 1982).

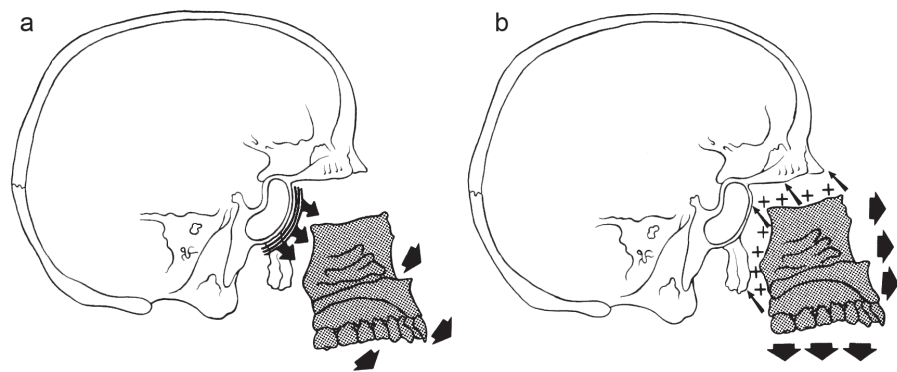
Simultáneamente al incremento de tamaño, el hueso se separa de otros huesos con los que contacta, creando un “espacio” dentro del cual tiene lugar el aumento de tamaño óseo. Este movimiento físico de todo el hueso se denomina desplazamiento primario *–primary displacement–* y ocurre al mismo tiempo que el hueso crece y su modelado óseo por formación y reabsorción ósea. De esta manera, el hueso crece en una dirección determinada mediante formación de hueso y es desplazado en la dirección opuesta (Enlow, 1982) (Figura 1.9a). Por ejemplo, en el caso de la maxila se observan dos vectores de crecimiento principales posterior y superior, mientras que todo el hueso es desplazado en una dirección opuesta anterior e inferior. Este desplazamiento primario es igual a la cantidad de hueso nuevo formado. Durante el crecimiento también ocurre un movimiento denominado desplazamiento secundario *–secondary displacement*. El desplazamiento primario está asociado con el aumento propio de las matrices funcionales, mientras que el desplazamiento secundario es el movimiento de todo un hueso causado

Figura 1.8. El dibujo muestra la reubicación de la apófisis coronoides. El propio mecanismo de modelado óseo, reabsorción en el borde anterior y formación en el borde posterior de la coronoides permite el crecimiento de esta región mandibular y simultáneamente su reubicación posterior del punto A al punto B. Tomado de Enlow (1982).



por el crecimiento de otros huesos, que pueden localizarse próximos o alejados del hueso desplazado. Estos cambios constituyen una parte fundamental en el proceso global del aumento de tamaño craneofacial. Por ejemplo, el crecimiento anterior de la fosa craneal media y el lóbulo temporal del cerebro desplaza la maxila anterior e inferiormente. En este desplazamiento no están implicados ni el crecimiento de la maxilar ni su aumento de tamaño. De este modo, el hueso crece mediante un proceso de modelado óseo, se desplaza a medida que ocurre su propio crecimiento y, además, se desplaza como consecuencia del crecimiento de otros huesos y de sus tejidos blandos (Enlow, 1982) (Figura 1.9b).

Figura 1.9. (a) el dibujo representa el desplazamiento primario del complejo etmomaxilar. Las flechas de mayor tamaño indican la dirección del desplazamiento y el signo + y las flechas pequeñas la dirección del crecimiento. El crecimiento primario produce el “espacio” dentro del cual el hueso crece. (b) el dibujo muestra el desplazamiento secundario del complejo etmomaxilar como consecuencia del crecimiento en dirección anterior del lóbulo temporal y de la fosa craneal media. Tomado de Enlow (1982).



Un concepto útil y básico en el estudio del crecimiento facial es el principio de la “V” (Enlow, 1963; 1982; Enlow & Harris, 1964; Enlow & Hans, 1996). Muchos huesos de la cara y el cráneo, o determinadas regiones de estos huesos, tienen una configuración en V. En estos casos la actividad de formación de hueso ocurre en la superficie interior de la V y la reabsorción en la superficie exterior, como se observa en la Figura 1.10. Consecuentemente, la V se mueve desde una posición A hacia la B, es decir, la dirección del movimiento es hacia la parte ancha de la V, mientras incrementa sus dimensiones. De este modo, se produce un movimiento de crecimiento y un aumento de tamaño por formación de hueso en la parte interna y reabsorción en la parte externa.

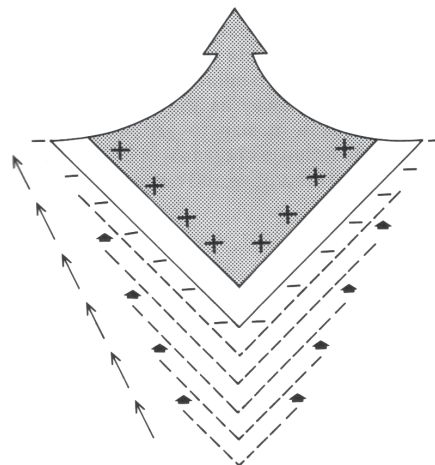


Figura 1.10. Esquema del crecimiento en V. La superficie interna de la V es de formación de hueso, mientras que la superficie externa es de reabsorción. Tomado de Enlow (1982).

3. Desarrollo del complejo craneofacial: neurocráneo, esqueleto facial y mandíbula

Las aproximaciones al estudio de los procesos de desarrollo y crecimiento del cráneo de los homínidos se realizan dentro del marco de la biología craneofacial y ortodoncia, anatomía comparada de especies de primates vivo, sus secuencias de desarrollo, el estudio de la variabilidad y la interpretación del cambio evolutivo a través de los fósiles. En este sentido, el conocimiento de los procesos biológicos directamente relacionados con el crecimiento constituyen un elemento de observación directa de estos procesos de crecimiento. Desde esta perspectiva los estudios realizados de series ontogenéticas de *Homo sapiens* permiten observar los cambios durante la ontogenia y una variabilidad intraespecífica (Enlow, 1962; 1966a; b; 1982; Enlow & Azuma, 1975; Enlow & Bang, 1965; Enlow & Harris, 1964; Enlow & Hunter, 1968; Enlow & Hans, 1996; Enlow & Moyers, 1971; Mauser *et al.*, 1975; Kurihara *et al.*, 1980; Enlow *et al.*, 1988). En este punto describimos cómo ocurre el desarrollo del esqueleto facial y de la mandíbula desde el periodo embrionario hasta la etapa adulta con especial atención al mecanismo de modelado óseo.

El sistema esquelético se desarrolla a partir de la capa germinativa mesodérmica, que aparece durante la tercera semana de desarrollo. Forma una serie de bloques de tejido mesodérmico, los somitas, a cada lado del tubo neural. Poco después de su formación, cada somita se diferencia en una porción ventromedial, el esclerotoma, y una parte dorsolateral, el dermatomiotoma. Al finalizar la cuarta semana las células del esclerotoma se vuelven polimorfas y constituyen un tejido laxo que se denomina mesénquima o tejido conectivo embrionario. Las células mesenquimáticas se caracterizan por su capacidad de emigrar y porque pueden diferenciarse en fibroblastos, condroblastos u osteoblastos (células que forman el hueso). La capacidad de formar hueso que tiene el mesénquima no está limitada a las células del esclerotoma, sino que también tiene lugar en la hoja somática del mesodermo de la pared del cuerpo, donde se forman las costillas.

Se ha demostrado que las células de la cresta neural de la región de la cabeza se diferencian en mesénquima y participan de la formación de los huesos de la cara. En algunos huesos, como los huesos planos del cráneo, el mesénquima se diferencia directamente en hueso, proceso que recibe el nombre de osificación membranosa; no obstante, en la mayoría de los huesos, las células mesenquimáticas dan origen primero a modelos de cartílago hialino, los cuales, a su vez, se osifican por el proceso de osificación endocondral.

Desarrollo embrionario

Durante el periodo embrionario –desde la cuarta hasta la octava semana de desarrollo– cada una de las capas germinativas (ectodérmica, mesodérmica y endodérmica) da lugar a los tejidos y sistemas orgánicos mediante un proceso denominado organogénesis (Sadler, 1991). En este periodo ocurre la formación de los huesos del cráneo a partir de los arcos branquiales del embrión –seis en total–, cada uno formado por un núcleo central de tejido mesodérmico (cartílago) cubierto por su lado externo por ectodermo superficial y revestido en su interior por epitelio de origen endodérmico. Además del mesénquima local, la parte central de los arcos recibe una gran número de células de la cresta neural, que emigran hacia los arcos para constituir los componentes esqueléticos de la cara. Cada arco posee también un componente muscular, un componente arterial y un componente nervioso (Sadler, 1991).

El cráneo puede dividirse en dos partes: el neurocráneo, que forma la cubierta protectora para el encéfalo, y el viscerocráneo, que constituye el esqueleto de la cara (Figura 1.11). Por su parte el neurocráneo se divide en neurocráneo membranoso y neurocráneo cartilaginoso o condrocráneo (Figura 1.11). El neurocráneo membranoso o desmocráneo recibe este nombre porque los huesos del cráneo que lo constituyen se desarrollan a partir del mesénquima que reviste al cerebro y que sufren un proceso de osificación intramembranosa. Como consecuencia, se forma una cantidad de huesos membranosos planos que se caracterizan por la presencia de espículas óseas que irradian de forma progresiva desde los centros de osificación primaria hacia la periferia. Por su parte, el neurocráneo cartilaginoso o condrocráneo lo constituyen los huesos que se forman a partir de un modelo cartilaginoso que se osifica mediante osificación endocondral. Durante el desarrollo fetal y postnatal, estos huesos crecen mediante el mecanismo de modelado óseo, es decir, formación osteoblástica de lamelas óseas sobre la superficie y reabsorción osteoclástica en el lado opuesto.

El viscerocráneo está formado por los huesos de la cara y se origina principalmente a partir del cartílago de los dos primeros arcos branquiales de modo que el cartílago del primer arco branquial da origen al esqueleto facial y a la mandíbula, y el cartílago del segundo arco branquial –arco hioideo o cartílago de Reichert– da origen al estribo, la apófisis estiloides del hueso temporal y al hueso hioides (Figura 1.11). Cuando el embrión tiene 4-5 semanas de desarrollo se distingue en el cartílago del primer arco branquial una porción dorsal, denominada proceso maxilar que se extiende hacia delante y por debajo de la región del ojo, y una porción ventral denominada proceso mandibular o cartílago de Meckel. En el

**Viscerocráneo (naranja)**

H. nasal
 H. lacrimal
 H. etmoides
 H. esfenoides (apófisis pterigoides)
 Maxilar
 H. cigomático
 H. temporal (porción timpánica y ap. estiloides)
 Mandíbula
 Vómer
 Cornete nasal inferior
 H. palatino
 H. hioides

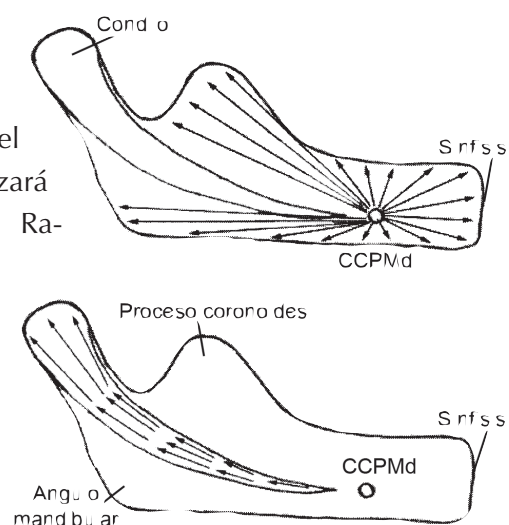
Neurocráneo (gris)

H. frontal
 H. esfenoides (- apófisis pterigoides)
 H. temporal (porciones escamosa y petrosa)
 H. parietal
 H. occipital
 H. etmoides (lámina cribosa)

Figura 1.11. Arriba: huesos del neurocráneo (gris) y viscerocráneo (naranja). Abajo: huesos del desmocráneo (gris) y condrocráneo (azul). En la lista de huesos, aquellos en color azul pertenecen al condrocráneo, mientras en negro los pertenecientes al desmocráneo. tomado de Schünke et al., 2007)

curso del desarrollo ambos procesos, maxilar y cartílago de Meckel, desaparecen, excepto en dos pequeñas porciones en los extremos dorsales que persisten y forman el yunque y el martillo. Estos dos huesos junto con el estribo formado a partir del segundo arco branquial forman los huesos del oído (Sadler, 1991). La osificación de estos tres huesecillos comienza en el cuarto mes y son los primeros huesos que experimentan osificación completa. En la 6 semana de desarrollo, el mesénquima del proceso maxilar origina mediante osificación intramembranosa –formación directa de hueso sin necesidad de un precursor cartilaginoso– el maxilar, hueso cigomático, y parte del hueso temporal. El mesénquima que rodea al cartílago de Meckel se condensa y osifica por el proceso de osificación intramembranosa, dando origen a la mandíbula. En el caso de la mandíbula el centro de osificación aparece en la región donde se localizará el foramen mentoniano en la 6 semana (Lee et al., 2001; Radlanski, 2003; Radlanski et al., 2003). En esta semana de desarrollo los huesos aumentan su tamaño en todas direcciones desde sus centros de osificación (Figura 1.12). El patrón de crecimiento básico del cuerpo mandibular y el cóndilo aparece en la semana 7 de desarrollo (Radlanski et al., 2003). En los estudios del crecimiento de la mandíbula se ha observado que, en el desarrollo temprano

Figura 1.12. Esquema representativo del crecimiento del cuerpo mandibular (arriba) y del crecimiento del cóndilo (abajo). CCPMd: centro de crecimiento primario mandibular. Tomado de Lee et al. (2001).



del feto humano (semanas 8-14), la rama mandibular crece más rápido que el cuerpo, tanto en longitud como en altura. La tasa de crecimiento mas elevada fue encontrada en la altura de la rama (Lee *et al.*, 2001).

Desarrollo prenatal

En el periodo fetal –desde la novena semana hasta el nacimiento– ocurre un rápido crecimiento del cuerpo y la maduración de los sistemas orgánicos (Sadler, 1991). Una vez alcanzada la forma definitiva de los huesos del esqueleto facial y la mandíbula (7-8 semanas del desarrollo) ocurre un proceso de crecimiento por modelado óseo que implica la aparición de campos de reabsorción. Este proceso de modelado afecta sobre todo al cuerpo y a la rama mandibular, mientras que en el esqueleto facial los campos de formación de hueso cubren toda la superficie, observándose los primeros campos de reabsorción ósea en el tercer mes postnatal (Kurihara *et al.*, 1980).

De acuerdo con Mauser *et al.* (1975) y Enlow (1982) el proceso de modelado óseo comienza en la semana 10 del desarrollo fetal en dos sitios principales: la superficie ósea que se encuentra alrededor de alveolos donde se está formando el diente y en la superficie endocraneal del hueso frontal. Sin embargo, Radlanski y Klarkowski (2001) indican que la aparición de la reabsorción en la mandíbula se produce en torno a los 8,5 semanas de desarrollo y que se localiza en la región posterior de la rama mandibular. Los resultados de este trabajo indican además que en la semana 9 aparecen por primera vez áreas de reabsorción en la superficie bucal y lingual del cuerpo y de la rama mandibular, y no durante la semana 13 de desarrollo fetal como señalan Mausser *et al.* (1975) y Enlow (1982) (Figura 1.13). Se ha observado además una estrecha relación entre el área por donde pasa el nervio alveolar inferior y los campos de reabsorción en el lado lingual de la mandíbula (Radlanski & Klarkowski, 2001). Siguiendo los trabajos de Radlanski y Klarkowski (2001) la reabsorción en el primordio dental mandibular aparece en la semana 9. En el lado bucal, el borde posterior del foramen mentoniano presenta áreas de reabsorción que, junto con la formación en el borde anterior indican el desplazamiento posterior del foramen mentoniano durante el crecimiento (Radlanski & Klarkowski, 2001). En cuanto al borde anterior y posterior de la rama existe también discrepancia. En los trabajos de Mauser *et al.* (1975) y Enlow (1982) en la semana 13 aparece un campo de reabsorción en el borde anterior de la rama y el borde posterior es de deposición. Sin embargo Radlanski y Klarkowski (2001) han observado que desde la semana 7 hasta la semana 14 el borde anterior de la rama es de deposición y que el borde posterior de la rama presenta una elevada tasa de formación de hueso.

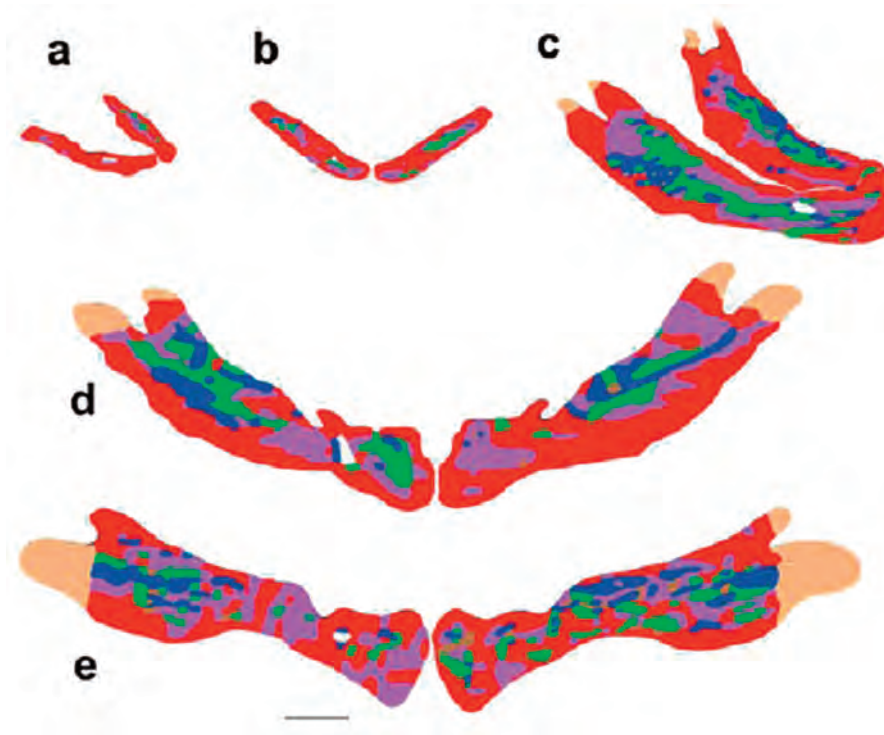


Figura 1.13. Patrones de modelado óseo obtenidos mediante análisis histológico. Rojo: mayor formación de hueso; Morado: menor formación de hueso; Azul: reabsorción; Verde: células quiescentes (lining cells); Marrón: superficies óseas acelulares; Amarillo: células mesenquimáticas indiferenciadas. Edad estimada: (a) 25 mm CRL (Crown-Rump-Length): 8 semanas; (b) 41 mm: 9 semanas; (c) 63 mm: 9,5 semanas; (d) 76 mm: 11 semanas; (e): 117mm: 14 semanas. Escala 200 mm. Tomado de Radlanski et al. (2003).

En cuanto al esqueleto facial, los trabajos de Mausser *et al.* (1975) y Enlow (1982) indican que la superficie externa es de deposición durante el periodo prenatal, proporcionando un aumento de la arcada alveolar donde se alojan los dientes. El hueso frontal presenta el mismo patrón de crecimiento y modelado óseo en el periodo prenatal y postnatal, reabsorción en la superficie interna, que aparece por primera vez en la semana 10 (Mausser *et al.*, 1975; Enlow, 1982), y deposición en la superficie externa.

Los cráneos de individuos prenatales presentan un patrón de modelado óseo similar, pero no idéntico, al observado en el cráneo de individuos adultos (Mausser *et al.*, 1975; Kurihara *et al.*, 1980; Enlow, 1982). Durante el periodo postnatal se han observado variaciones del patrón de modelado óseo establecido en la semana 26 del desarrollo prenatal. Desde el nacimiento hasta los seis años la parte anterior del maxilar y de la mandíbula presentan una inversión de los campos de deposición en reabsorción ósea (Kurihara *et al.*, 1980; Enlow, 1982). En el primer mes postnatal, la maxila y la mandíbula presentan en su parte anterior superficies de deposición, que indica el crecimiento en dirección anterior y posterior. El primer campo de reabsorción aparece en el maxilar en torno a los 3 meses de desarrollo postnatal y se sitúa por debajo y en el lateral del orificio nasal. A partir de los 2 años este área de reabsorción se amplía lateral y posteriormente y continua presente durante el crecimiento. A esta edad de 2 años aparece por primera vez un campo de reabsorción en la

Desarrollo postnatal

parte anterior de la mandíbula que se extiende desde la sínfisis hasta el primer o segundo molar decíduo. En los siguientes años este campo de reabsorción presenta una variación en su distribución y extensión (Kurihara *et al.*, 1980). La presencia de reabsorción en la parte anterior del maxilar y de la mandíbula es una característica de la cara humana mientras que otros primates presentan deposición en esta área. La reabsorción del componente alveolar del maxilar y la mandíbula está relacionado con el crecimiento vertical. El crecimiento anterior de los arcos alveolares ha concluido cuando los campos de reabsorción aparecen en la parte anterior del maxilar y la mandíbula. Después se produce el aumento de la longitud horizontal del maxilar y la mandíbula mediante su crecimiento posterior, al tiempo que ocurre el desplazamiento anteroinferior del complejo nasomaxilar. Asimismo, la superficie externa del hueso cigomático es de deposición durante el desarrollo fetal mientras que en el desarrollo postnatal la superficie anterior y el lateral de la órbita es de reabsorción. El cambio en el patrón se relaciona con la reubicación del hueso cigomático junto con la dirección posterior del crecimiento para la elongación del maxilar.

La variabilidad en el patrón de modelado óseo en el desarrollo postnatal no se limita a la parte anterior del maxilar y la mandíbula (Kurihara *et al.*, 1980), sino que también afecta a la rama mandibular (Hans *et al.*, 1995). Las variaciones morfológicas son producidas por las correspondientes variaciones en el desarrollo que tienen lugar durante el proceso de crecimiento. Un extremo de variación del patrón de modelado óseo en *Homo sapiens* se encuentra en la mandíbula desdentada (Enlow, 1982). La pérdida de dientes provoca un cambio en la distribución de los campos de formación y reabsorción de hueso como se observa en la Figura 1.14. Comparado con el patrón de modelado óseo de la mandíbula juvenil obtenida por Enlow y Harris (1964), observamos un aumento de los campos de reabsorción de hueso que ocupa el componente alveolar de la sínfisis y el cuerpo mandibular del lado bucal y lingual. Además, en el lado bucal se extiende por el componente basal hasta el nivel del foramen mentoniano, produciendo la regresión en dirección posterior del componente alveolar. En el caso de la rama, la superficie lingual no muestra diferencias significativas, mientras que el lado bucal presenta un aumento de los campos de reabsorción respecto de la mandíbula juvenil, extendiéndose por la fosa masetérica y por el borde posterior de la rama. En general, las variaciones en el patrón de modelado óseo produce un aumento de la anchura de la arcada mandibular, aumento de la longitud del cuerpo y una rotación delantera superior como consecuencia de la pérdida de los dientes que en conjunto da lugar a la protusión mandibular. Cualquiera que

sea la causa de las variaciones en el desarrollo –genéticas o funcionales–, los resultados se basan en los siguientes factores que establecen la naturaleza de las variaciones anatómicas en un individuo: 1.- diferencias en el patrón de los campos de deposición y reabsorción ósea, es decir, la distribución y la configuración de los campos de crecimiento en un individuo; 2.- el tamaño de un determinado campo de crecimiento; 3.- las diferencias entre las tasas y las cantidades de deposición y reabsorción de cada campo; y 4.- la duración de las actividades de crecimiento entre todos los campos (Kurihara *et al.*, 1980; Enlow, 1982).

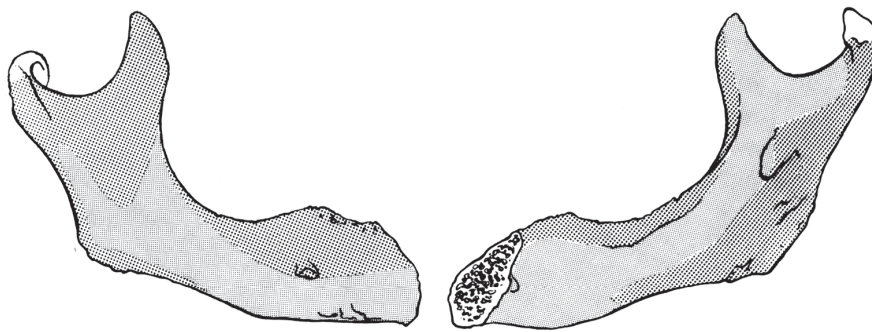


Figura 1.14. Patrón de modelado óseo de la mandíbula desdentada. Tomado de Enlow (1982).

4. Biología del hueso

El análisis histológico de los fósiles se basa en el conocimiento de la biología del hueso. En general distinguimos cuatro niveles de integración, y en cada uno varían los métodos, el objeto de estudio e incluso el concepto “hueso” (Francillon-Viellot *et al.*, 1990). Estos niveles son el nivel anatómico: hueso como órgano; histológico: hueso como tejido; citológico: biología celular del hueso; molecular: aspectos biofísicos y químicos de los componentes minerales y orgánicos del hueso. La paleohistología se enmarca en el nivel histológico pero requiere información procedente de los otros niveles para entender el significado biológico de las variables osteológicas analizadas en los estudios del tejido óseo.

El hueso es un tipo de tejido conectivo especializado que se caracteriza por presentar una matriz extracelular mineralizada que le confiere rigidez y fuerza al tiempo que conserva cierta elasticidad; además participa activamente en el mantenimiento de la homeóstasis del calcio en el cuerpo (Marks & Hermey, 1996). El tejido óseo está compuesto una matriz orgánica mineralizada, células y canales vasculares. La matriz orgánica constituye el 33% del peso del hueso y está compuesta principalmente por un

Composición y células del hueso

95% de colágeno de tipo-I y un 5% de proteoglicanos y proteínas no colágenas (sialoproteínas, osteocalcina, osteonectina) (Francillot-Viellot *et al.*, 1990; Marks & Hermey, 1996; Cate, 1998). Esta matriz no calcificada recibe el nombre de osteoide y su mineralización ocurre mediante la formación de cristales de hidroxapatita que se depositan bajo control celular a lo largo de las fibras de colágeno (Bloom & Fawcett, 1994; Marks & Hermey, 1996; Boyde, 1972; Cate, 1998).

Además de esta matriz orgánica mineralizada el hueso contiene cuatro tipos de células: los osteoblastos, osteoclastos y lining cells que se encuentran en la superficie del hueso, y un cuarto tipo celular que son los osteocitos que encontramos incluidos en la matriz mineralizada (Figura 1.15). Los osteoblastos, osteocitos y *lining cells* se originan a partir de las células osteoprogenitoras localizadas en la membrana osteogénica que se encuentra alrededor del hueso que se denomina periosteo o endosteo. Los osteoclastos derivan de precursores mononucleares hematopoyéticos (Marks & Hermey, 1996; Recker, 1996).

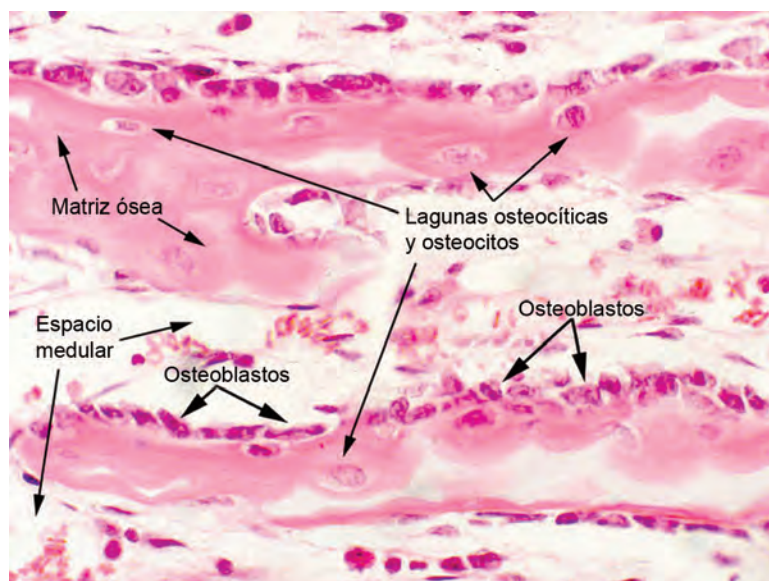


Figura 1.15. Corte histológico de hueso donde se observa el osteocito en el interior de la laguna osteocíticas y los osteoblastos.

Durante el crecimiento del hueso los osteoblastos sintetizan fibras colágenas y proteínas no colágenas que constituyen la matriz ósea no mineralizada denominada osteoide (Bloom & Fawcett, 1994). Posteriormente, este mismo grupo celular lleva a cabo la mineralización de la matriz dando como resultado una nueva capa ósea o lamela. Debido a la mineralización de la matriz ósea el hueso no puede crecer de manera intersticial como lo hacen los tejidos blandos, sino que presenta un crecimiento especial que consiste en el crecimiento por superposición de nuevas lamelas de hueso. Este tipo de crecimiento denominado cre-

cimiento aposicional –*appositional growth*– depende de una membrana vascular con capacidad osteógena que tapiza la superficie externa e interna del hueso (denominadas periostio y endostio, respectivamente) y que contienen las células osteoprogenitoras y los osteoblastos (de origen mesenquemático) que son los responsables de la formación de hueso. A medida que los osteoblastos van sintetizando osteoide se cubren con su propia secreción y quedan atrapados en la matriz ósea, ocupando un espacio denominado *lacunae* o laguna osteocítica, donde se diferencian en osteocitos. Cuando los osteoblastos que se encuentran en la membrana detienen la formación de hueso se vuelven inactivos (quiescentes) y se transforman en células alargadas y aplanadas que reciben el nombre de células alineadas –*lining cells*. Estas células, que conservan características de los osteoblastos como los receptores hormonales (Martin *et al.*, 1998), se localizan en las superficies que no sufren ni formación ni reabsorción ósea (Marks & Popoff, 1988; Ott, 1996; Recker, 1996; Cate, 1998). No se conoce mucho sobre la función de este grupo celular pero se cree que podrían actuar como sensores de la tensión mecánica (Lian & Stein, 1999; Martin, 2000) o que pudieran jugar un papel clave en la localización e inicio del proceso de crecimiento óseo (Marks & Hermey, 1996). Los osteoblastos, los osteocitos y las células alineadas están conectados entre sí por medio de procesos que discurren por pequeños canales o *canaliculi* de 0.2-0.03 mm de diámetro (Currey, 2002), y que constituye una red tridimensional relacionada con los procesos de mecanosensitividad (Burger & Klein-Nulend, 1999).

Además de la formación de hueso durante el crecimiento también se produce la actividad de reabsorción ósea realizada por los osteoclastos. Este tipo células deriva de monocitos de la médula ósea y se caracterizan por ser multinucleadas y de gran tamaño (100-150 μ m) (Bloom & Fawcett, 1998). Para llevar a cabo la reabsorción de hueso, los osteoclastos se adhieren a la superficie ósea, que no esté cubierta por el periostio o endostio, y proceden a la desmineralización a través de una zona de la célula que se denomina borde festoneado –*ruffled border*. Los osteoclastos liberan enzimas lisosomales, generando un microambiente ácido que disuelve los cristales minerales y posteriormente la matriz orgánica es eliminada por medio de la enzima colagenasa (Martin *et al.*, 1998; Väänänen, 1996). Como consecuencia de la reabsorción ósea se producen unas concavidades de distinto tamaño y forma en la superficie del hueso que se denominan lagunas de Howship. La variabilidad en la forma de estas lagunas se debe a la capacidad que tienen los osteoclastos de emitir pseudópodos, cada uno de los cuales actúa como una unidad funcional (Boyde, 1972) (Figura 1.16).

Figura 1.16. Fotografía al Microscopio Electrónico de Barrido de un osteoclasto; se distinguen los pseudópodos y las lagunas de Howship en la superficie del hueso. Tomado de www.brsoc.org.uk/gallery.



Desarrollo del hueso: osificación, modelado y remodelado óseo

La relación entre las actividades de los osteoblastos (formación de hueso) y los osteoclastos (reabsorción de hueso) varía a lo largo de la vida del organismo, lo que nos permite diferenciar tres procesos durante el desarrollo del esqueleto: osificación, modelado óseo –*modeling*– y remodelado óseo –*remodeling*.

Osificación

El desarrollo del hueso durante la etapa embrionaria se inicia con la formación de hueso nuevo mediante un proceso denominado osificación, que puede ser por un proceso directo denominado osificación intramembranosa, o por un proceso indirecto denominado osificación endocondral. Ambos procesos requieren una base sólida y un aporte vascular para la elaboración y la mineralización de la matriz extracelular (Marks & Hermey, 1996). La osificación intramembranosa se produce por la condensación de las células mesenquimáticas en áreas específicas del mesénquima o tejido conectivo embrionario donde se formará el hueso (Sadler, 1991). En estos sitios comienzan a aumentar la vascularización y las células mesenquimáticas se transforman en osteoblastos, que comienzan la formación de osteoide *de novo* (Bloom & Fawcett, 1994; Cate, 1998). Los huesos formados por este proceso que se acaba de describir se denominan huesos de membrana o intramembranosos y corresponde a los huesos del cráneo, de la cara, mandíbula y clavícula (Marks & Hermey, 1996). La osificación endocondral también se inicia con una condensación de las células mesenquimáticas en el sitio donde se desarrollará el futuro hueso. Sin embargo, estas células se diferencian en condroblastos que producen una matriz cartilaginosa que adquiere la forma general del futuro hueso. El modelo cartilaginoso, aumenta su tamaño por crecimiento intersticial y por aposición, y posteriormente aparece un centro de osificación primaria en la mitad de la diáfisis que hace que el hueso crezca por aposición aumentando su diámetro. Al mismo tiempo el hueso crece en longitud por sus extremos que presentan placas cartilaginosas (Bloom & Fawcett, 1994; Cate, 1998; Sadler, 1991). La osificación endocondral es responsable de la formación de los huesos largos, las vértebras, costillas y la base del cráneo. A pesar de los diferentes orígenes embrionarios de la formación de un hueso, los huesos endocondrales e intermembranosos no difieren histológicamente (Bloom & Fawcett, 1994; Cate, 1998).

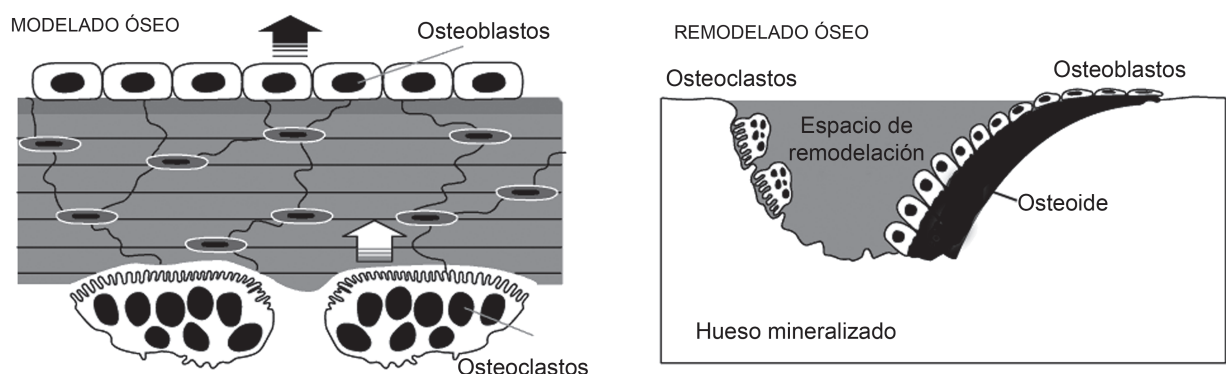
Modelado o Remodelado óseo (Modeling vs Remodeling)

Después de la osificación, el hueso crece cambiando su forma y tamaño durante el desarrollo del organismo. Sin embargo, el hueso no crece isométricamente, es decir, no crece por deposición ósea en la superficie ex-

terna y reabsorción en la superficie interna. El hueso presenta un crecimiento diferencial donde el aumento de tamaño ocurre por medio de un mecanismo que implica la actividad coordinada de los osteoblastos y osteoclastos en diferentes puntos del hueso (Enlow, 1982; Enlow & Hans, 1996) y donde la deposición de hueso necesariamente excede a la reabsorción de hueso (Marks & Hermey, 1996). Este proceso de crecimiento ha sido denominado tanto modelado óseo –*modeling*– como remodelado óseo –*remodeling*– en la literatura. El término *remodeling* fue utilizado por primera vez en el siglo XIX para describir el proceso implicado en el crecimiento óseo (Flourens, 1845; Brulle & Hugueny, 1845; Loven, 1863, citado en Enlow, 1963). Un siglo después, Enlow (1963) utilizó el término de crecimiento óseo por remodelación –*bone growth remodeling*– en sus estudios de crecimiento craneofacial, donde el concepto de remodelación, consistente en la actividad coordinada de los osteoblastos (formación ósea) y los osteoclastos (reabsorción ósea), constituye la base de los procesos de crecimiento óseo (Enlow, 1963; 1982; Enlow & Harris, 1964; Enlow & Hans 1996). Enlow distingue cuatro clases de remodelación en el tejido óseo: remodelación bioquímica que mantiene los niveles de calcio en sangre y lleva a cabo otras funciones de homeostasis mineral; remodelación de los sistemas de Havers (*haversian remodeling*) que implica la reconstrucción del hueso y de las trabéculas del hueso esponjoso; remodelación post-traumática que está relacionado con la regeneración y la reconstrucción; y el crecimiento por remodelación implicado en la morfogénesis del hueso (Enlow, 1982; Enlow & Hans, 1996).

En 1987, H. M. Frost propuso la teoría mecanoestática –*mechanostat theory*– donde distingue entre los procesos de modelado y remodelado óseo (*modeling* y *remodeling*, Figura 1.17). Según Frost (1987), el mecanismo de modelado óseo implica las actividades coordinadas de los osteoblastos y osteoclastos pero desacopladas, resultando en el cambio del tamaño y la forma del hueso. Por el contrario, la remodelación ósea describe la actividad coordinada y acoplada de los dos tipos de células y tiene lugar a

Figura 1.17. Diferencias entre modelado y remodelado óseo. En el modelado, la actividad de osteoblastos y osteoclastos no está acoplada y pueden ocurrir rápidos cambios en la posición, cantidad y forma del hueso. En el remodelado, la actividad de los osteoclastos está acoplada a la actividad previa de los osteoblastos. Los cambios en la cantidad y forma del hueso son mínimos en condiciones normales.



lo largo de la vida del organismo para mantener y reparar los huesos formados (Martin, 2000). De este modo, los términos crecimiento por remodelación y remodelación de Havers utilizados por Enlow son sinónimos respectivamente del proceso de modelado y remodelado óseo propuestos por Frost (1987). Una revisión de la bibliografía muestra que el uso de estos términos depende en gran medida del campo en el que se esté investigando. En biología molecular y celular del hueso y en los estudios de biomecánica los autores distinguen entre mecanismos de modelado y remodelado óseo siguiendo la propuesta de Frost (Marks & Hermey, 1996; Hill & Orth, 1998; Martin, 2000). Sólo los estudios de crecimiento craneofacial y desarrollo y su relación con el mecanismo de crecimiento óseo el término de remodelación se utiliza de acuerdo con la definición de Enlow (1963; 1982; Johnson *et al.*, 1976; Kurihara *et al.*, 1980; Enlow & Hans, 1996; Bromage, 1986; 1989; O'Higgins *et al.*, 1991; Mowbray, 2005). Considerando los avances en los campos de la biología celular y la biomecánica en la biología del hueso y las interconexiones de estos campos con los estudios de crecimiento y desarrollo craneofacial, hemos utilizado los términos de modelado y remodelado óseo propuestos por Frost (1987; Marks & Hermey, 1996; Hill & Orth, 1998; Martin, 2000) y que explicamos a continuación.

Modelado óseo

Durante la niñez y la adolescencia los huesos crecen mediante el proceso de modelado óseo (sinónimo de lo que Enlow (1963) denominó *growth remodeling*). El hueso no crece por deposición ósea en la superficie externa y reabsorción en la superficie interna, es decir, el hueso no crece de manera isométrica. En la mayoría de los casos ocurre un crecimiento diferencial (Enlow & Hans, 1996) mediante un proceso de modelado óseo que consiste en la actividad coordinada de osteoblastos y osteoclastos que depositan y eliminan hueso, respectivamente (Seeman, 2003) y donde la formación de hueso excede a la reabsorción (Enlow & Hans, 1996; Marks & Hermey, 1996). Estas actividades celulares ocurren en distintos puntos dentro del mismo hueso y donde la deposición de hueso excede a la reabsorción de hueso (Marks & Hermey, 1996). De este modo, la actividad de los osteoblastos y osteoclastos están temporal y espacialmente relacionadas, pero están desacopladas en el sentido de que no son iguales (Marks & Hermey, 1996). Como consecuencia del proceso de modelado óseo, la superficie del hueso externa e interna (periostio y endostio, respectivamente) presenta una serie de microcaracterísticas que están relacionadas con las actividades de formación y reabsorción ósea. Las áreas relacionadas con la formación ósea se caracterizan por la presencia de las fibras de colágeno mineralizadas mientras que las áreas de reab-

sorción presentan lagunas de Howship (las características de estos dos tipos de superficies se detallan en el Capítulo 3). Su identificación mediante técnicas microscópicas nos permite observar la distribución de estos campos de actividad celular, que en conjunto se conoce como patrón de modelado óseo (sinónimo de lo que Enlow denominó patrón de remodelado óseo (*bone remodeling pattern*). Asimismo, conforme el hueso crece, las distintas partes que lo constituyen deben reubicarse para mantener el equilibrio funcional del hueso (Enlow & Hans, 1996). La formación de hueso en una superficie del córtex y la reabsorción en el córtex opuesto resulta en un cambio de la posición relativa con respecto a su posición inicial. El movimiento que se produce se conoce como deriva cortical –*cortical drift*– (Enlow, 1963; 1982; Enlow & Hans, 1996). El mismo proceso de modelado óseo permite el crecimiento del hueso al tiempo que reubica las distintas partes que lo constituyen por deriva cortical para mantener un equilibrio funcional (Enlow, 1963; 1982). De este modo, las variaciones en la forma del hueso pueden entenderse como las variaciones en la distribución de los campos de remodelación, en las tasas relativas de actividad celular, momento de inicio y duración de la actividad (Enlow, 1982; Enlow & Hans, 1996).

Remodelación ósea

Una vez que se alcanza la madurez del esqueleto el proceso de modelado óseo se reduce considerablemente. En el individuo adulto se ha observado modelado óseo pero en estados de enfermedad o en el caso de que las condiciones biomecánicas hayan cambiado radicalmente (Robling & Stout, 2000). Durante el periodo adulto se requiere un mantenimiento del esqueleto que implica una reorganización interna del hueso mediante el proceso denominado remodelación (Marks & Hermey, 1996; Hill & Orth, 1998; Martin, 2000) (que es sinónimo de “*adaptive*” o *Haversian remodeling* (Enlow, 1963)). El mantenimiento del esqueleto adulto implica la reparación de fracturas, prevención de la acumulación excesiva de hueso viejo que es frágil, mantenimiento la homeostasis de calcio y fósforo, y adaptación de la arquitectura interna del hueso a la variación de carga en biomecánica (Frost, 1986; Martin *et al.*, 1998; Geddes, 1996; Ott, 1996). La remodelación ósea supone la reabsorción de hueso en una superficie particular, seguido de una fase de formación ósea. En adultos no patológicos, hay un equilibrio entre la cantidad de hueso reabsorbido por los osteoclastos y la cantidad de hueso formado por los osteoblastos (Frost, 1964). De este modo, y a diferencia del proceso de modelado óseo, se requiere la actividad coordinada y acoplada de osteoclastos y osteoblastos. Estos dos grupos celulares constituyen un conjunto denominado Unidad Básica Multicelular, conocida bajo el acrónimo BMU del

inglés *Bone Multicellular Unit*, que está formada por un número aproximado de 10 osteoclastos y centenares de osteoblastos (Frost, 1986; 1987; 1990;1992; 1996). El proceso de remodelación implica una secuencia de activación, reabsorción y formación en un punto determinado del hueso (Figura 1.18) (Hill & Orth, 1998). La activación tiene lugar con el reclutamiento de los osteoclastos que comienzan la reabsorción de la matriz ósea dando lugar a un cilindro o tunel intracortical de 200mm de diámetro aproximadamente (Martin *et al.*, 1998). El término de la reabsorción ósea y el inicio de la formación ósea en la laguna de reabsorción recién formada ocurre a través de un mecanismo de acoplamiento –*coupling mechanism*– (Parfitt, 1982). Posteriormente los osteoblastos tapizan las paredes del tunel excavado y comienzan la formación de lamelas concéntricas hacia el interior del tunel dejando un canal central de unos 40-50 mm de diámetro que contiene los vasos sanguíneos (Martin *et al.*, 1998). Como resultado se obtiene una osteona secundaria en cuyo centro se encuentra el canal de Havers también conocida como unidad básica estructural o BSU –*Basic Structural Unit*. La naturaleza de la activación de los osteoclastos y el mecanismo de acoplamiento no se conoce muy bien, aunque se cree que puedan estar relacionadas algunos factores de crecimiento como TGF –*transforming growth factors*– y IGFs I y II –*insuline-like growth factors*– (Hill & Orth, 1998).

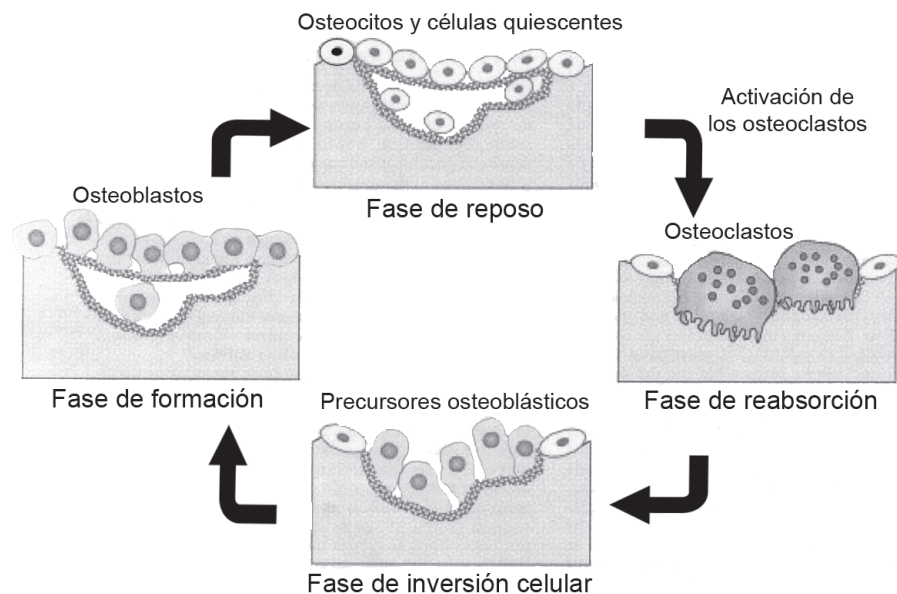


Figura 1.18. Fases del proceso de remodelado óseo. Fase de reabsorción: los osteoclastos multinucleados activados, derivados de la médula ósea, reabsorben un área de la matriz ósea mineralizada. Fase de reversión celular: las células osteoprogenitoras (precursores osteoblásticos), los cuales pueden proliferar y diferenciarse en osteoblastos, migran a la laguna de reabsorción y detienen la actividad osteoclástica. Fase de formación: los osteoblastos depositan nueva matriz ósea y rellenan la laguna de reabsorción. Fase de reposo: durante la formación del hueso los osteoblastos quedan incluidos en el osteoide-matriz ósea y se diferencian en osteocitos. Los osteoblastos que se encuentran en la superficie del hueso permanecen inactivos y se denominan células quiescentes (lining cells). Modificado de Hill *et al.* (1998).

Histomorfología del hueso - Tipos de tejido óseo

Los componentes que constituyen la matriz ósea y los grupos celulares implicados en el desarrollo y mantenimiento del hueso –osteoblastos y osteoclastos– son similares en los distintos tipos de tejido óseo. Sin embargo, el estudio a nivel histológico nos permite observar en el esqueleto una gran variabilidad de tejidos óseos que difieren en la proporción y organización de los componentes que constituyen la matriz ósea, la densidad y organización de las células óseas, así como en el grado de vascularización. A su vez la variabilidad de estos componentes depende de la tasa de osteogénesis y de su origen perióstico o endóstico. Las diferencias estructurales en el hueso se pueden observar en el nivel macroscópico, microscópico y ultraestructural.

Macroscópicamente, el corte transversal de un hueso permite identificar dos tipos de tejido óseo: el tejido compacto o cortical, y tejido trabecular o esponjoso. La distinción entre estos dos tipos de hueso se basa en el grado de porosidad (Francillon-Viellot *et al.*, 1990). El hueso compacto es una capa densa externa con una porosidad de 5-10% (Martin *et al.*, 1998), que corresponde a las lagunas osteocíticas, *canaliculi*, canales vasculares y cavidades de reabsorción (Currey, 2002). El hueso trabecular presenta una porosidad del 75-95% del volumen total determinada por los espacios que quedan entre las finas placas o trabéculas de hueso (Martin *et al.*, 1998). Estas trabéculas están dispuestas en las tres direcciones del espacio y los espacios que definen contienen médula. Las diferencias estructurales de estos dos tipos de hueso está relacionado con sus principales funciones: el hueso cortical proporciona las funciones mecánicas y de protección, y el hueso trabecular proporciona las funciones metabólicas (Marks & Hermey, 1996).

En un nivel microscópico, tanto en el hueso compacto como en el trabecular, la organización de las fibras de colágeno y de las células que contiene permiten diferenciar dos tipos de tejido óseo: hueso entretejido –*woven bone*– y hueso lamelar –*lamellar bone*. El hueso entretejido, también denominado embrionario, es un tejido de rápido crecimiento que presenta fibras de colágeno y osteocitos dispuestas aleatoriamente. El hueso lamelar es un tejido muy organizado que se forma lentamente y donde las fibras de colágeno y el mineral asociado están dispuestos en láminas o lamelas que dan un aspecto estratificado al hueso cortical. Existe una gran variedad de tejidos óseo en función de la organización de los componentes que constituyen la matriz ósea cuyo estudio nos permite conocer su significado biológico. En general, se han clasificado los tejidos óseos que explicamos a continuación.

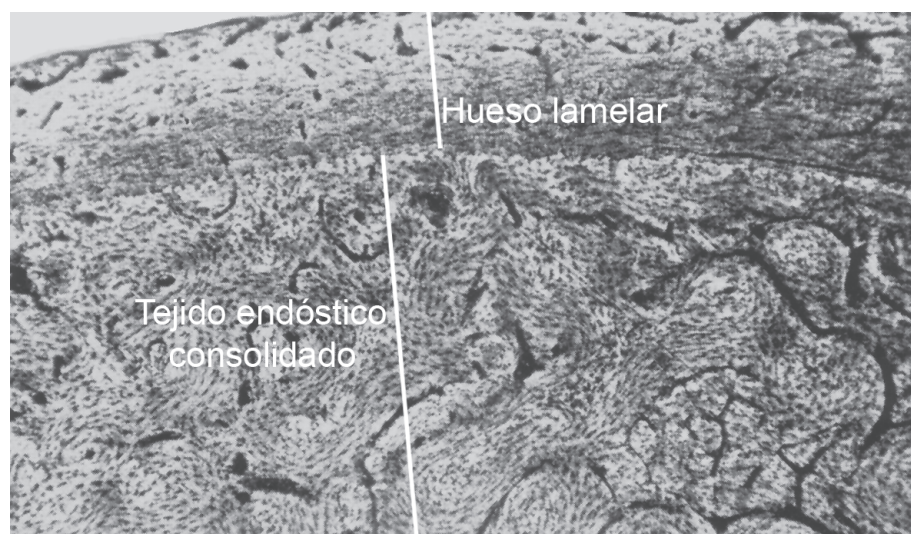
Tipos de tejido óseo endóstico (Figura 1.19)

***Tejido óseo trabecular fino** (*Fine Cancellous Bone*) (Enlow, 1963; 1982; Enlow & Hans, 1996): este tipo de tejido óseo forma parte de la mayoría de la corteza de los huesos fetales y se encuentra en algunas áreas corticales de las partes de crecimiento rápido de los huesos de los niños (por ejemplo, el borde posterior de la rama o las fracturas óseas). Se caracteriza por presentar espacios trabeculares de menor tamaño que los observados en el tejido trabecular compacto del individuo adulto. Los espacios trabeculares contienen el tejido conjuntivo inmaduro. El tejido óseo trabecular fino es el tipo de hueso que crece más rápidamente de todos.

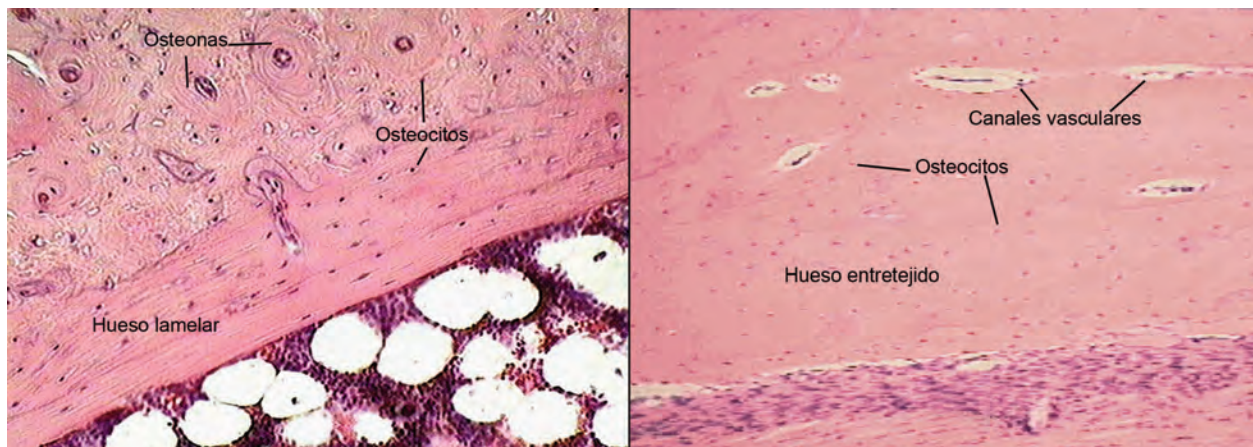
***Tejido óseo trabecular compacto** (*Compacted Coarse-cancellous bone*): es el hueso esponjoso compuesto por trabéculas o láminas óseas delgadas. Tiene espacios de gran tamaño que contienen médula roja o amarilla. Su formación ocurre siempre desde el endostio, es decir, reabsorción perióstica y depósito endóstico.

***Tejido endóstico consolidado o tejido endóstico contorneado** (*Convolutendosteal bone*): es el más común de todos los tipos de tejido óseo y abarca entre la mitad y las dos terceras partes del proceso de formación del esqueleto por todo el cuerpo. Se forma en determinados periodos desde el endostio o en áreas donde la formación de hueso ocurre desde la cortical hacia el interior del hueso. En general, el tejido endóstico contorneado se forma mediante un proceso de consolidación en el cual el hueso poroso medular se convierte en hueso cortical compacto, de modo que los espacios trabeculares se “rellenan” por la formación de hueso hasta que la luz de cada espacio se reduce a la dimensión de un conducto vascular cortical ordinario.

Figura 1.19. Tejido endóstico consolidado. (a) periostio lamellar; (b) hueso endóstico consolidado. Tomado de Enlow (1963).



Organización de la matriz ósea del tejido óseo cortical (Figura 1.20)



***Tejido óseo no-lamelar o entretejido o inmaduro** (*Non-lamellar bone, Woven-fibered bone tissue o Immature bone*) (Francillon-Viellot et al., 1990; Enlow, 1963; Enlow & Hans, 1996): este tipo de tejido está formado en su mayor parte por una matriz ósea fibrosa o embrionaria. Esta matriz consiste en fibras de colágeno agrupadas que varían de tamaño y sin una disposición espacial ordenada, y contiene osteocitos distribuidos aleatoriamente (Figura 1.20). Cuando la matriz ósea embrionaria o fibrosa está asociada con una matriz lamelar con osteonas primarias, la estructura se denomina tejido óseo fibro-lamelar –*fibro-lamellar bone tissue*. El hueso no-lamelar constituye el tejido trabecular fino –*fine cancellous tissue*– y generalmente está formado por el periostio, aunque también puede formarse por deposición endóstica. Se encuentra generalmente en embriones y en individuos jóvenes de crecimiento rápido. En el niño se encuentra hueso no-lamelar en todos los sitios donde el crecimiento consiste en un ritmo de depósito de hueso de moderado a rápido como acompañante de la ampliación de los tejidos blandos circundantes. Esta pobre organización espacial se asocia con una velocidad de formación de hueso rápida.

Figura 1.19. (izquierda) tejido óseo lamelar; (derecha) tejido óseo no lamelar o entretejido.

***Tejido óseo pseudo-lamelar** (*Parallel-fibered bone tissue o Pseudo-lamellar bone*) (Francillon-Viellot et al., 1990): este tejido presenta una matriz con un gran número de fibras de colágeno con la misma orientación y con una disposición paralela, las células están aplanadas y se distribuyen más o menos aleatoriamente y muestra una vascularización no muy densa con canales vasculares primarios y/o osteonas primarias o en algunos casos ser avascular. Asimismo, puede formar una parte importante del hueso trabecular mediante depósito en los espacios trabeculares. En muchos aspectos (nivel de organización, propiedades histoquímicas, tasas de deposición, células incluidas, grado relativo de mineralización)

este tipo de tejido parece ser un intermedio entre el hueso embrionario y el hueso lamelar, y en muchos casos la transición entre estos tipos de tejido óseo se pueden encontrar en la misma sección. Este tipo de tejido óseo organizado se relaciona con una deposición de hueso elevada.

***Tejido óseo lamelar** (*Lamellar bone tissue*) (Francillon-Viellot *et al.*, 1990; Enlow, 1963): este tejido es generalmente celular y con una vascularización baja-media. Se caracteriza por una matriz formada por fibras de colágeno organizadas de modo que la orientación de las fibras de una lamela y la superior están cruzadas (Figura 1.20). Esta disposición recuerda las láminas de madera de contrachapado por lo que recibe el nombre en inglés de *plywood-like pattern* –nombre utilizado por primera vez por Weiss y Ferris (1954). El hueso lamelar está asociado con una baja tasa de osteogénesis que se encuentra en la mayor parte del esqueleto del adulto, y en las áreas de formación más lenta del esqueleto del niño.

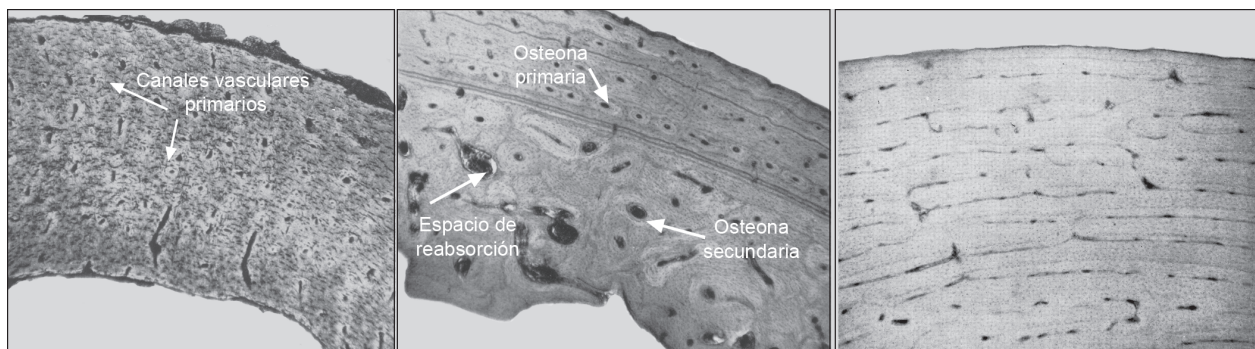
Patrones de vascularización

En general, en todos los tipos de tejido óseo la extensión del riego sanguíneo es un índice de ritmo de depósito óseo. Los conductos vasculares abundantes son característicos de cualquier región cortical que se forma con rapidez y gradualmente la densidad de conductos disminuye hasta regiones totalmente avasculares, que son las que se forman con más lentitud de todas. Los tipos de tejido óseo inmaduros están más vascularizados al presentar un ritmo de formación más rápido. Conforme el niño madura se depositan tipos de hueso de crecimiento más lento, y tienden a estar menos vascularizados o incluso a carecer de vasos en muchas regiones. En función de la vascularización clasificamos el tejido óseo en tejido avascular, vascular primario y vascular secundario. A continuación describimos cada uno de estos tipos de tejido óseo.

***Tejido óseo con canales vasculares primarios:** es el tipo principal de hueso cortical perióstico en el esqueleto en crecimiento del niño. Todo el hueso depositado directamente sobre las superficies exterior e interior de la corteza es primario y los vasos sanguíneos encerrados en estos depósitos (conforme se deposita matriz ósea a su alrededor) se denominan canales vasculares de tipo primario (Figura 1.21). Estos canales no quedan rodeados por lamelas concéntricas. Si el hueso es de crecimiento rápido, quedan encerrados de manera característica muchos vasos con sus conductos. Si es de crecimiento lento, se incorporan menos conductos o ninguno dentro de la sustancia ósea compacta.

***Tejido óseo con osteonas primarias** (Enlow, 1963): las osteonas primarias son características del esqueleto joven de crecimiento rápido y se pueden encontrar tanto en el hueso perióstico como en el endóstico (Figura 1.21). Se trata de canales vasculares rodeados por dos o tres lamelas concéntricas con lagunas osteocíticas. Las osteonas primarias aparecen en el tejido óseo no lamelar que se deposita entre las trabéculas del tejido trabecular fino, y se convierte en tejido óseo compacto.

***Tejido óseo plexiforme** (Enlow, 1963; Enlow & Hans, 1996): este tipo de hueso está compuesto por un plexo tridimensional simétrico de conductos vasculares primarios. Los conductos se extienden en direcciones longitudinales, radial y circunferencial, y dan al hueso cortical un aspecto de muro de ladrillos (Figura 1.21). Se considera un tipo de hueso primario puesto que no ha sufrido ningún proceso de remodelación ósea. Este tipo de tejido óseo de crecimiento rápido puede formarse por deposición perióstica o endóstica y se encuentra en determinados grupos de vertebrados de tamaño medio y grande. A veces, se encuentra en *H. sapiens* en áreas de formación rápida, como la tuberosidad maxilar.



***Tejido óseo con osteonas secundarias o de Havers** (Enlow, 1963; Enlow & Hans, 1996): el tejido óseo de Havers es un tipo de tejido secundario que sustituye al tejido óseo vascular primario e implica un proceso de remodelación ósea cortical. La remodelación es un proceso de reconstrucción interna dentro del hueso cortical durante el cual se produce la transformación de los canales primarios en un sistema secundario formado por un canal vascular central o canal de Havers alrededor del cual se disponen las lamelas concéntricas. Este proceso implica en primer lugar la reabsorción de la superficie interna del canal vascular primario para formar un espacio o canal de reabsorción. A continuación se depositan lamelas de hueso hasta que el canal vascular recupera su tamaño inicial. El tejido de Havers se encuentra en individuos maduros y se relaciona con una velocidad de formación de hueso lenta.

Figura 1.21. Tipos de tejido óseo según el patrón de vascularización. (a) tejido óseo con canales vasculares primarios; (b) tejido óseo con osteonas primarias y osteonas secundarias; (c) tejido óseo plexiforme. Tomado de Enlow (1963).

5. Antecedentes: Estudios de paleohistología del hueso en el crecimiento craneofacial de los homínidos.

La paleohistología, y a través suya el conocimiento de los procesos histológicos directamente relacionados con el crecimiento, constituye un elemento de observación directo de las propias dinámicas de la morfogénesis de gran potencial. Los estudios histológicos relacionados con los procesos de crecimiento craneofacial se centran principalmente en Primates actuales y hasta la fecha muy pocos están enfocados en la elaboración de los patrones de modelado óseo. Enlow y colaboradores estudiaron el sistema craneofacial de *Homo sapiens* y *Macaca mulatta* estableciendo por primera vez el patrón de modelado óseo de estas especies (Enlow, 1963; 1966a; 1982; Enlow & Harris, 1964; Duterloo & Enlow, 1970; Enlow & Hans, 1990). El marco teórico propuesto por Enlow (1963; 1982) junto los estudios de la superficie del hueso con el microscopio electrónico de barrido o MEB (Boyde & Lester, 1967; Boyde & Jones, 1972; Jones & Boyde, 1970; 1976), permite a Bromage (1984) abordar por primera vez el estudio de los procesos de remodelación en el cráneo de los fósiles de homínidos. Previamente se había realizado un estudio histológico comparativo de los tejidos óseos fósiles y actuales en peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos, principalmente huesos largos (Enlow & Brown, 1956; 1957; 1958). En este trabajo las muestras fueron seccionadas y teñidas para su análisis al microscopio, método que resulta inconcebible en el estudio del cráneo de homínidos fósiles. A pesar de que el MEB permite el análisis del hueso sin destruirlo no existen trabajos en los que este microscopio haya sido aplicado en fósiles. La ausencia de estudios al MEB de huesos fósiles de homínidos puede ser debida a la aserción de que las microcaracterísticas de remodelación de la superficie ósea estarían destruidas por la acción de factores tafonómicos (Bromage, 1986). Sin embargo, Bromage demostró que se pueden identificar en fósiles de homínidos características relacionadas con la formación y reabsorción de hueso (Bromage, 1982; 1984a,b; 1985; 1986). Para ello utiliza una técnica, desarrollada por Grundy (1974) y reconocida en trabajos posteriores (Pferfferkorn & Boyde, 1974; Pameijer, 1978), que consiste en la elaboración de réplicas de alta resolución que reproducen los microrelieves de la superficie del hueso, evitando la manipulación en exceso del material original. De este modo, Bromage inició el estudio del crecimiento por modelado óseo en fósiles homínidos que permitió la elaboración de los patrones de modelado óseo del esqueleto facial y la mandíbula de *Australopithecus africanus*, *Paranthropus* –incluye *P. boisei* y *P. robustus*– y *early Homo* (Bromage, 1989). Los resultados de este trabajo muestran una distribución de los campos de formación y

reabsorción ósea específica para cada especie y también diferencias significativas entre ellos que están relacionadas con el prognatismo y ortognatismo facial, es decir, la proyección de la parte inferior de la cara respecto de la parte superior. De este modo, se observa que *A. africanus* y *early Homo* comparten un patrón de modelado óseo facial similar y que, a su vez, es semejante al obtenido en *Macaca mulatta* y *Pan troglodytes* (Enlow, 1966a, b; Duterloo & Enlow, 1970; Johnson *et al.*, 1976; Enlow & Hans, 1996; Bromage, 1989). Dichos patrones se caracterizan por la presencia de campos de formación de hueso en la parte anterior de la maxila y de la mandíbula, enfatizando el crecimiento anterior de la cara. Este crecimiento junto el desplazamiento anterior del complejo pterigomaxilar y la formación de hueso en la tuberosidad maxilar explica el prognatismo facial característico de *A. africanus* y *early Homo*. Según Bromage (1989), las diferencias morfológicas entre estas dos especies se deberían a las diferencias en la tasa de actividad de formación y reabsorción ósea y a los desplazamientos de los huesos. Por el contrario, *Paranthropus* difiere de *A. africanus* y *early Homo* por la presencia de un campo de reabsorción en el clivus nasoalveolar y en la región alveolar desde el canino hasta el primer molar, mientras que comparte con ellas la presencia de formación de hueso por la parte anterior de la maxila (Bromage, 1989; Lieberman, 1999). La distribución de los campos de crecimiento de *Paranthropus* están relacionados con el marcado incremento de la altura posterior de la cara, la deriva infero-posterior del complejo pterigoide y con el acentuado vector de crecimiento de sentido inferior de la parte anterior de la maxila (Bromage, 1989; Lieberman, 1999; McCollum, 1999). El patrón de modelado óseo de los australopitecos robustos se ha relacionado con su relativo ortognatismo facial, que se ha comparado con el ortognatismo característico de *H. sapiens* en el que la parte inferior de la cara no se proyecta respecto a la parte superior de la cara (Bromage, 1989).

Desde los trabajos realizados por Bromage, esta línea de investigación continuó su desarrollo desde un punto de vista más teórico y únicamente se han publicado unos pocos trabajos sobre modelado óseo en primates. Entre estos destacan los estudios donde se han establecido los patrones de modelado óseo del esqueleto facial de las especies *Macaca fascicularis* y *Cercocebus atys* (O'Higgins *et al.*, 1991), *Macaca mulatta* (Wealthall, 2002), el patrón del esqueleto facial y la mandíbula de *Procolobus verus* (Walters & O'Higgins, 1992) y el patrón del hueso occipital de *Pan troglodytes* (Mowbray, 2005). Recientemente, Martínez-Maza (2002); Martínez-Maza y Rosas (2002) han retomado los análisis empíricos, tomando como referencia los trabajos de Bromage (1986; 1987; 1989) y desarro-

lizando una nueva metodología que permite observar las réplicas de alta resolución con un microscopio óptico de luz reflejada (ver CAPITULO). Como resultado, se obtuvieron por primera vez los patrones de modelado óseo de la superficie exterior de la mandíbula de *Homo heidelbergensis* (homínidos del Pleistoceno Medio europeo; Sima de los Huesos, Atapuerca, Burgos). A partir de estos resultados se plantea el desarrollo de la presente tesis para la elaboración de los patrones de modelado óseo de nuevo material.

CAPÍTULO 2

Material

Uno de los principales objetivos que se plantean en esta tesis es obtener el patrón de modelado óseo de especies fósiles de homínidos y de series ontogenéticas de especies actuales. Estos datos nos aportan información para entender cómo se alcanzan las diferentes morfologías del sistema craneofacial en la evolución humana. Para ello analizamos los cambios que suceden en el desarrollo de nuestra especie y de las dos especies de primates actuales más cercanos a nosotros: chimpancé y gorila, y los comparamos con las especies fósiles para inferir qué cambios han ocurrido en la filogenia de los homínidos. Con este fin se ha analizado la superficie del hueso del esqueleto facial y de la mandíbula de las muestras que detallamos a continuación.

El material fósil estudiado en esta tesis pertenece a las dos especies que definen la línea filogenética neandertal: *Homo heidelbergensis* y *Homo neanderthalensis*. Concretamente, el material fósil de *Homo heidelbergensis* procede de los yacimientos de la Sima de los Huesos (Atapuerca, Burgos) y Arago (Tautavel, Francia), y el material de *Homo neanderthalensis* procede de los yacimientos de El Sidrón (Piloña, Asturias) y Zaskalnaya VI (Crimea, Ucrania).

1. *Homo heidelbergensis*

La muestra de fósiles de *Homo heidelbergensis* procedente de este yacimiento está compuesta por 21 fragmentos mandibulares que se indican en la Tabla 2.1 (Figura 2.1). Una descripción detallada del material puede encontrarse en Rosas (1992; 1995a; 1995b). Los restos fósiles analizados forman parte de la colección de fósiles de homínidos recuperados de la Sima de los Huesos (SH), que supera actualmente los 4000 restos catalogados –más del 80% del registro del género *Homo* del Pleistoceno Medio (Bischoff *et al.*, 2003). La homogeneidad de los fósiles de SH y el hecho de que éstos fueran recuperados del mismo nivel sostiene la hipótesis de que todos los homínidos representados en el yacimiento pertenecen a la misma población biológica, compuesta por un mínimo de 28 individuos (Bermúdez de Castro *et al.*, 2004).

Sima de los Huesos (Atapuerca, Burgos)



Figura 2.1. Muestra de las mandíbulas obtenidas en las excavaciones de la Sima de los Huesos (Atapuerca).

Estado de conservación

Los restos fósiles de SH han sido tratados con productos químicos para su conservación. El material fósil recuperado en las campañas anteriores a

Tabla 2.1. Muestra de la Sima de los Huesos (Atapuerca, Burgos). *Homo heidelbergensis*. ¹ Según Bermúdez de Castro et al. (2004); m: male; f: female.

2001 (AT-505, AT-605, AT-792 y AT-950) fueron tratados con una resina acrílica denominada Primal AC33, que con el tiempo se hace irreversible y no puede eliminarse con disolventes orgánicos. Debido a los problemas que ocasionaba en el estudio del registro fósil este consolidante se sustituyó por Paraloid para conservar los fósiles recuperados en campañas recientes. Estos tratamientos pueden suponer un problema para el estudio paleohistológico como se detalla en el Capítulo 3-Metodología (página 61-62 y 77).

Especimen	Área conservada	Individuo de la población SH	Edad de muerte estimada (años) ¹	Sexo ¹
AT-1916	Fragmento de la rama izquierda			
AT-1957	Fragmento de hemimandíbula derecha	VII	Adulto: 24/30	m
AT-2055	Fragmento del cuerpo mandibular derecho			
AT-2075	Fragmento del cóndilo derecho			
AT-2132	Fragmento del espacio retromolar derecho			
AT-2144/2430	Mitad de la rama mandibular izquierda			
AT-2193	Hemimandíbula derecha y sínfisis	XV	Adulto: 17/19	f
AT-2236	Fragmento del cuerpo mandibular derecho y el espacio retromolar			
AT-2237	Fragmento del proceso coronoides derecho			
AT-2260	Fragmento de cuerpo mandibular			
AT-2354	Fragmento de cuerpo mandibular			
AT-2438	Fragmento del cuerpo mandibular derecho y sínfisis	XXIV	Inmaduro: 12,5/14,5	
AT-2901	Fragmento de la parte derecha de la sínfisis			
AT-2902	Fragmento del cuerpo mandibular			
AT-2910	Fragmento del cuerpo mandibular derecho			
AT-3880	Fragmento del cuerpo mandibular izquierdo y sínfisis	XVI	Inmaduro: 12,5/14,5	
AT-505	Mandíbula completa	XIX	Adulto:16/18	f
AT-605	Mandíbula sin ramas	XXII	Adulto:20/26	m
AT-3888	Hemimandíbula derecha y sínfisis	XXV	Inmaduro: 11/13	f
AT-792	Cuerpo mandibular sin rama	XXVII	Adulto:20/26	m
AT-950	Mandíbula completa	XXXI	Adulto:24/30	f

Localización de la Sima de los Huesos

La Sierra de Atapuerca se encuentra entre los términos municipales de Ibeas de Juarros y Atapuerca, a unos 15 kilómetros al este de la ciudad de Burgos. Se localiza en la meseta septentrional de la Península Ibérica, en el límite nororiental de la cuenca terciaria del Duero, que se comunica con la cuenca terciaria del Ebro a través del corredor terciario de La Bureba. Los yacimientos arqueopaleontológicos que actualmente están siendo excavados se localizan en tres zonas: Trinchera Ferrocarril, El Mirador y Cueva Mayor. La Sima de los Huesos (SH) es una pequeña sala de unos 15 m² del sistema kárstico Cueva Mayor-Cueva del Silo, donde se concentran la mayor parte de los fósiles. Todos los fósiles humanos fueron recuperados de la misma unidad de brecha consistente en huesos englobados en arcilla, bloques y clastos, aparentemente depositados durante un mismo episodio de sedimentación (Bischoff *et al.*, 1997) (Figura 2.2). La estratigrafía del yacimiento SH y de otras cavidades cercanas, las secciones del yacimiento, la cuadrícula del área de excavación y otros datos estratigráficos sobre este yacimiento pueden encontrarse en Arsuaga *et al.* (1997).

Cronología: Pleistoceno Medio.

Recientemente, se ha realizado un análisis de seis muestras del espeleotema SRA-3 que se localiza sobre los fósiles humanos de este yacimiento mediante espectroscopía de masas (ICP-MS: *inductively coupled plasma-multicollector mass-spectrometry*) (Bischoff *et al.*, 2007). Los resultados indican una datación entorno a 600.000 años, con una edad mínima del espeleotema en un rango de 513.000 a 571.000 años (una media de 530.000 años).

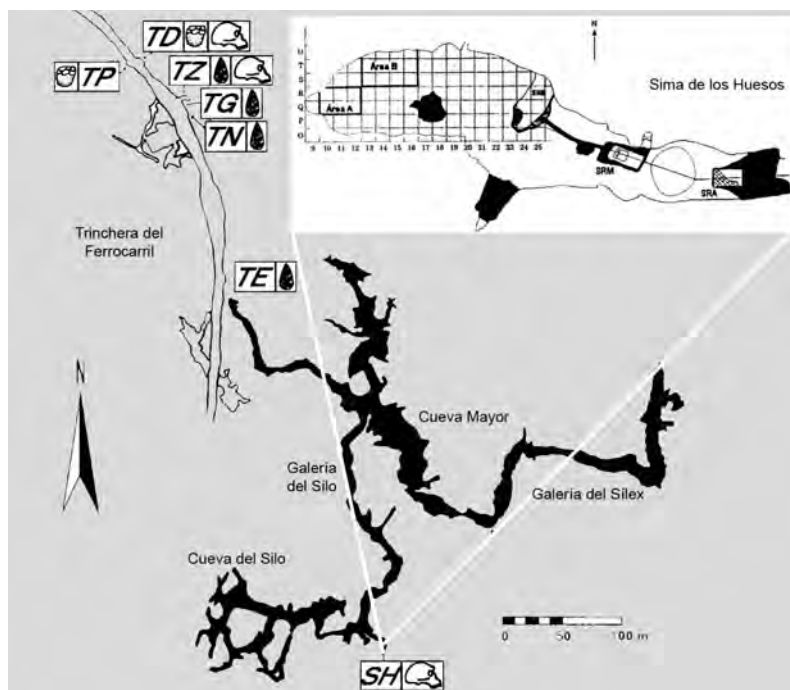


Figura 2.2. Localización geográfica de la Sierra y yacimientos de Atapuerca.

Arago (Tautavel, Francia)

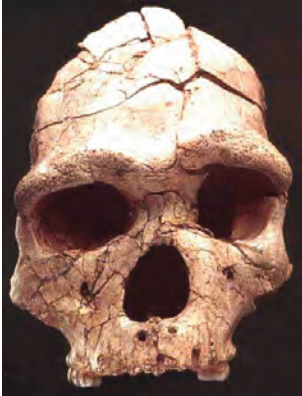


Figura 2.3. Arago 21, cráneo de *Homo heidelbergensis* procedente de Arago (Tautavel, Francia).

La segunda muestra de *Homo heidelbergensis* se compone de los especímenes Arago 2, Arago 13 y Arago 21, correspondientes a los fragmentos del esqueleto facial y de la mandíbula más completos y mejor conservados del yacimiento de Arago (Tabla 2.2) (Figura 2.3). Su descripción anatómica detallada puede encontrarse en Schwartz y Tattersall (2002). Estos especímenes forman parte del conjunto de cerca de 100 restos fósiles de homínidos encontrados en la Cueva de Arago (Tautavel) y depositados en el Centre Européen de Recherches Préhistoriques (CNRS, Tautavel).

Estado de conservación.

El tratamiento para su conservación se realizó con productos químicos basados en celulosa (*com. pers.* Dra. de Lumley) que no han podido ser eliminados con disolventes (ver Problemas de los consolidantes, página 61-62 y 77).

Localización de Arago.

La cueva de Arago se localiza en el extremo oriental de los Pirineos, en el valle del río Verdoube, a 30 km. noroeste de Perpignan (Francia). La cueva tiene 30 m. de longitud, 10 m. de anchura y aproximadamente 15 m. de relleno, el cual fue depositado en su mayor parte durante el Pleistoceno Medio. Este relleno a su vez está dividido en cuatro complejos: inferior, medio, superior y terminal. Los depósitos pertenecientes al complejo estratigráfico medio están divididos en una unidad inferior y otra superior, esta última dividida en 5 capas cada una con múltiples niveles de ocupación y de donde proceden los fósiles de homínidos y el material arqueológico (Schwartz & Tattersall, 2002; Byrne, 2004).

Cronología: Pleistoceno Medio

La datación realizada con serie de Uranio de la formación estalagmítica localizada en la parte inferior de la Unidad IV (en la base el complejo estratigráfico superior) indica una fecha superior a los 350.000 (Falguères

Tabla 2.2. Muestra de *Homo heidelbergensis* procedente de Arago (Tautavel, Francia).

Especimen	Área conservada	Edad
Arago 2	Fragmento mandibular sin rama izquierda y sin el proceso coronoides derecho	Adulto
Arago 13	Hemimandíbula derecha sin la punta del proceso coronoides	Adulto
Arago 21	Esqueleto facial muy fragmentado	Adulto

et al., 2004). De este modo, se asigna a la Unidad III donde se encuentran los fósiles humanos y situada estratigráficamente por debajo de la formación estalagmítica de la Unidad IV una edad superior a los 350.000 miles de años. Por otro lado, los datos de serie de uranio obtenidos mediante espectrometría gamma sobre el espécimen Arago 21 dan una datación muy similar aunque con un margen de error un poco más amplio (Yokoyama & Nguyen, 1981).

2. *Homo neanderthalensis*

El Sidrón (Asturias)

La muestra de El Sidrón estudiada en esta tesis consta de 10 especímenes como se detalla en la Tabla 2.3. Esta muestra forma parte de la mejor colección de fósiles de la especie *Homo neanderthalensis* de toda la Península Ibérica, con más de 1000 restos fósiles catalogados (Rosas & Aguirre, 1999). El último estudio de esta colección indica la presencia de al menos 5 individuos: 2 adultos, 2 adolescentes y un individuo inmaduro (Rosas *et al.*, 2006). Los fósiles muestran caracteres anatómicos neandertales tales como la presencia de la fosa suprainiac, el toro supraorbitario prominente y los molares taurodontos (Rosas & Aguirre, 1999). Además, el análisis de ADN mitocondrial realizado en piezas dentarias muestran que los neandertales de El Sidrón no difieren genéticamente de otras poblaciones neandertales del resto de Europa (Lalueza-Fox *et al.*, 2005).

En un principio la colección de El Sidrón estuvo dividida en dos: una primera parte compuesta por 120 especímenes correspondientes a los restos recuperados sin control metodológico en 1994 (cuando se produjo el hallazgo fortuito de estos restos por parte de un grupo de espeleología) (Fortea *et al.*, 2003) y la segunda parte formada por más de 1300 restos que han sido recuperados mediante una excavación sistemática desde el año 2000. En enero de 2006 estas dos partes se han reunido en una única colección que se encuentra actualmente depositada en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC, Madrid).

Estado de conservación.

El estado de conservación de estos fósiles es bueno y en algunos casos se encuentran en conexión anatómica. Del conjunto de la colección los especímenes Mandíbula-1 (SDR-005+SDR-006), Mandíbula-2 (SDR-007+SDR-008+SDR-014), SDR-009 y SDR-011 han sido consolidados con Primal, mientras que el resto de los fósiles no ha sido tratado con

ningún producto químico. Actualmente, el tratamiento para la conservación y restauración del material está teniendo en cuenta los diferentes análisis que se están llevando a cabo (estudios paleohistológicos y extracción de ADN, entre otros). De este modo los restos fósiles son tratados con productos químicos para su conservación una vez que se ha tomado la muestra, evitando así la destrucción de esta información. No obstante existen problemas de carácter tafonómico que dificultan el estudio de estos fósiles, fundamentalmente la presencia de concreciones calcáreas adheridas a su superficie que rodean casi por completo el fósil (Rosas *et al.*, 2005). Esto, en muchos casos, imposibilita la identificación taxonómica así como el estudio paleohistológico. Por esta razón, se seleccionaron para su análisis aquellos fragmentos craneales –esqueleto facial y mandíbula– con superficie ósea libre de concreciones (Figura 2.4).

Localización de El Sidrón.

La cueva de El Sidrón está situada en el municipio asturiano de Borines, Concejo de Piloña. La cavidad se extiende 600 m. con orientación NNO a SSE, con un tramo central de unos 200 m. casi E-O. La entrada de la cueva, denominada La Tumba, da acceso a la galería central de la cual

Tabla 2.3. Muestra de *Homo neanderthalensis* de El Sidrón (Asturias).

Especimen	Área conservada	Edad
Mandíbula 1 (SDR-005+SDR006)	Mandíbula completa	Adulto
Mandíbula 2 (SDR-007+SDR-008+SDR-014)	Hemimandíbula izquierda	Adulto
SDR-009	Fragmento de la apófisis coronóide izquierda	
SDR-011	Fragmento del gonion	
Mandíbula 3 (SD-1217a+SD-1218)	Hemimandíbula izquierda	Adulto
SD-650a	Fragmento de rama mandibular (región del gonion izquierdo)	Adolescente-Adulto
SD-30	Fragmento de rama (cóndilo derecho)	Adolescente-Adulto
SD-1081	Fragmento de la rama izquierda con surco milohióideo	Adulto
SD-436	Fragmento de frontal derecho	Adulto
SD-438	Fragmento del frontal derecho	Inmaduro-Infantil

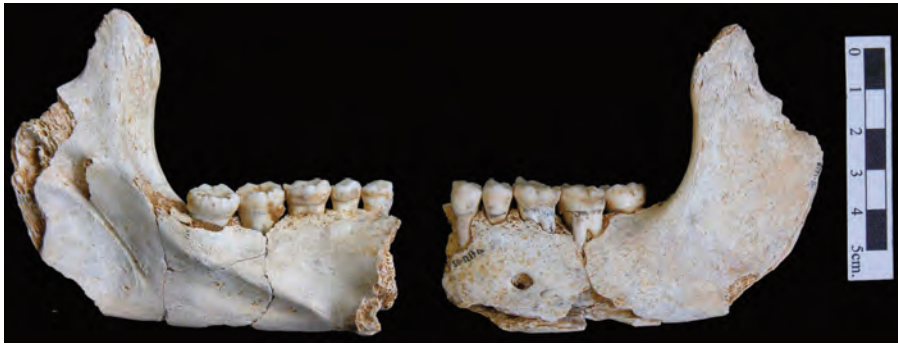


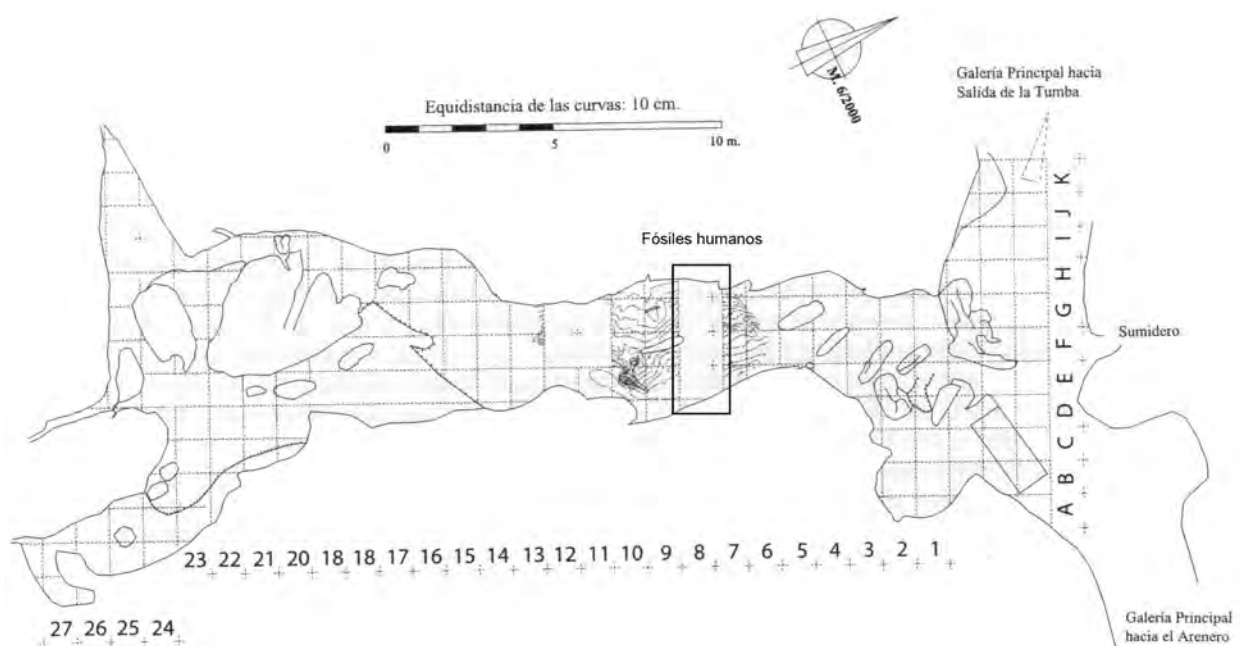
Figura 2.4. Mandíbula 3 (SD-1217a+SD-1218) de El Sidrón.

parten varias galerías transversales, generalmente poco desarrolladas, pero que pueden alcanzar una altura considerable (Figura 2.5). Una de estas galerías es la llamada Galería del Osario, donde se descubrieron los restos humanos. Esta galería se estrecha en su extremo sur y cabe la posibilidad de que conecte con una dolina cercana. Se ha planteado la hipótesis de que esta galería se cerró como consecuencia del desprendimiento de esta dolina (Fortea *et al.*, 2003). Esto produciría la entrada rápida de los restos óseos acumulados en esta zona sin sufrir un excesivo desgaste y su acumulación posterior en un área con menor pendiente. La fosilización de los huesos tendría lugar en esta zona donde la presencia de goteos cenitales junto al estancamiento de agua favorecería la precipitación de carbonato cálcico (Fortea *et al.*, 2003). Estos procesos podrían explicar la presencia de concreciones calcáreas que rodean a algunos fósiles (Rosas *et al.*, 2005).

Cronología: Pleistoceno superior

Se han llevado a cabo dataciones con espectroscopía de masas ^{14}C en tres muestras de restos humanos en Beta Analytic, Inc (Miami, USA). La muestra

Figura 2.5. Localización geográfica y topografía de las cavidades de El Sidrón.



1 (diente) (Beta 192065), la muestra 2 (hueso) (Beta 192066) y la muestra 3 (diente) (Beta 192067) dan como resultado una edad de 40.840 ± 1.200 años, 37.300 ± 830 años y 44.310 ± 978 años, respectivamente. Tras la calibración con el programa CalPal (por O. Jöris y B. Weninger, Universidad de Cologne, Cologne, Alemania), las edades estimadas son de 44.310 ± 978 años, 42.320 ± 367 años y 42.757 ± 464 años. De modo que la edad media calibrada es de 43.129 ± 129 años (Lalueza-Fox *et al.*, 2005).

Zaskalnaya VI (Crimea, Ucrania).

La muestra de Zaskalnaya VI que hemos analizado en esta tesis consiste en dos fragmentos mandibulares pertenecientes al mismo individuo (Tabla 2.4; Figura 2.6). Junto con estos dos especímenes se encontraron 14 dientes aislados, varios fragmentos mandibulares de pequeño tamaño, y 8 fragmentos de metacarpos y falanges de mano, que presentan características neandertales (Kolosov *et al.*, 1975; Stepanchuk, 1998). El espécimen que hemos denominado Zaskalnaya 1 es una hemimandíbula izquierda fracturada a nivel del alveolo del primer premolar, mientras que el espécimen que denominamos Zaskalnaya 2 es un fragmento del componente basal del cuerpo mandibular derecho y parte de la región sínfisis. La descripción detallada de estos dos especímenes pueden encontrarse en Kolosov *et al.* (1975). Además, todos los dientes pertenecientes a la mandíbula formada por Zaskalnaya 1 y 2 fueron encontrados: los segundos molares deciduos izquierdo y derecho, y todos los dientes permanentes en distinto estado de desarrollo. El análisis de dentición (dientes presentes, su desarrollo y estado de erupción, y el estado de las superficies de masticación) y la comparación con la dentición del niño de Teshik-Tash –de 9-10 años– indica una edad de 10-12 años, por lo que se le ha llamado el niño de Zaskalnaya VI o el niño de Crimea (Kolosov *et al.*, 1975).

Especimen	Área conservada	Edad de muerte estimada años¹
Zaskalnaya 1	Hemimandíbula izquierda	Inmaduro: 10-12 años
Zaskalnaya 2	Fragmento cuerpo mandibular derecho y sínfisis	

Tabla 2.4. Muestra de *Homo neanderthalensis* de Zaskalnaya VI (Crimea). ¹Tomado de Kolosov *et al.* (1975).



Figura 2.6. Ejemplares de la muestra de Zaskalnaya VI.

Estado de conservación

La mandíbula presenta fracturado el borde posterior de la rama, desde la cabeza del cóndilo hasta el ángulo mandibular y el margen alveolar del cuerpo mandibular.

Localización de Zaskalnaya VI

Durante los años 1970 y 1972 se descubrieron cuatro yacimientos musterienses –Ak-Kaya III, y Zaskalnaya III, V y VI– localizados en el barranco de Krasnaya de la región Este de las estribaciones de la península de Crimea (República de Ucrania), cerca de la ciudad de Belogorsk. La mayoría de los yacimientos son ocupaciones en cuevas, aunque también existen yacimientos al aire libre. Estos yacimientos han sido descritos como campamentos base, lugares de estancia corta, zonas de trabajo (Stepanchuk, 1998). La mandíbula analizada en esta tesis procede del yacimiento Zaskalnaya VI, que consta de cinco niveles de ocupación separados por sedimentos estériles (Kolosov *et al.*, 1975). Todos los niveles de ocupación contienen una gran cantidad de huesos fósiles de fauna (en algunos casos en conexión anatómica), lascas de piedra y carbones óseos? (bone coal). Los huesos fósiles humanos se encuentran en el nivel de ocupación III que presenta un marcado horizonte de ceniza.

Cronología: Pleistoceno superior

Los análisis de ^{14}C realizados a partir del material recuperado de los niveles de ocupación Zaskalnaya VI-II, III y IIIa dan como resultado una edad de 39.000-30.000 años (Hedges *et al.*, 1996; Stepanchuk, 1998).

3. Material de especies actuales

Las muestras del material actual consisten en series ontogenéticas de las especies *Homo sapiens*, *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* (Tabla 2.5 y Tabla 2.6). Cada una de las muestras consta de 12 individuos divididos en dos categorías de edad: seis individuos inmaduros y seis individuos adultos. A su vez cada categoría de edad consta de tres individuos femeninos y tres masculinos. La selección de los individuos se ha llevado a cabo de esta forma para obtener una muestra que refleje en la medida de lo posible la ontogenia de cada especie y observar si existe o no dimorfismo sexual. Además se han seleccionado los individuos mejor conservados de las colecciones de las que proceden. De este modo se descartaron aquellos cráneos con una estructura ósea frágil (por la elevada porosidad, cortical ósea muy fina, elevada fragmentación del hueso, etc), con la superficie ósea dañada o con huellas visibles de su manipulación (etiquetas pegadas en el propio hueso, marcas de utensilios, presencia de tejido adherido al hueso, marcas hechas con pintura). Una vez seleccionados los individuos se escogió para su estudio la mitad del esqueleto facial y de la mandíbula en mejor estado de conservación puesto que la información obtenida de cada mitad es prácticamente la misma (Enlow & Harris, 1964). A continuación se describen las colecciones de las que proceden las muestras así como el modo de preparación de los esqueletos para la colección. El tratamiento de los huesos, su limpieza y conservación, es de gran importancia en los estudios histológicos puesto que el tejido óseo puede verse gravemente dañado e incluso puede ser causa de la destrucción de los microrelieves de la superficie del hueso (ver páginas 74-77).

Homo sapiens:
Colección de
Esqueletos Identificados
(Universidad de
Coimbra, Portugal)

La información de la muestra de *Homo sapiens* –especimen, edad, sexo y lado replicado– se encuentra en la Tabla 2.5. El grupo de inmaduros incluye a los individuos de 6 a 18 años y el grupo de adultos a los individuos mayores de 18 años. Esta muestra procede de la Colección de Esqueletos Identificados, una de las colecciones osteológicas del Museo y Laboratorio Antropológico de la Universidad de Coimbra (Portugal). La importancia de estas colecciones radica en que los esqueletos están totalmente identificados y proporcionan información detallada de cada individuo (edad, sexo, causa del fallecimiento y el lugar de procedencia de los restos esqueléticos) (Matos Fernandes, 1985). La Colección de Esqueletos Identificados está formada por esqueletos completos procedentes del Museo Anatómico de la Universidad de Coimbra y del Cementerio

de Conchada (el cementerio más grande de Coimbra) (Rocha, 1995). Estas colecciones fueron adquiridas por el Dr. Eusebio Tamagnini entre 1931 y 1942, y superan los 1000 esqueletos completos. La limpieza de estos esqueletos consistió en la eliminación de los tejidos blandos y posterior cocción, y en algunos casos se emplearon cepillos y productos químicos para una limpieza más profunda.

Especimen	Edad (años)	Grupo	Sexo	Lado
101	12	Inmaduro	Femenino	Izquierdo
218	10	Inmaduro	Femenino	Izquierdo
284	17	Inmaduro	Femenino	Izquierdo
100	7	Inmaduro	Masculino	Izquierdo
100A	11	Inmaduro	Masculino	Izquierdo
126	8	Inmaduro	Masculino	Izquierdo
52	38	Adulto	Femenino	Izquierdo
144	29	Adulto	Femenino	Izquierdo
342	28	Adulto	Femenino	Izquierdo
46	38	Adulto	Masculino	Izquierdo
92	27	Adulto	Masculino	Izquierdo
98	24	Adulto	Masculino	Izquierdo

Tabla 2.5. Muestra de *Homo sapiens* de la Colección de Esqueletos Identificados (Coimbra, Portugal).

En la Tabla 2.6 se recogen los datos sobre el especimen, sexo, grupo de edad y lado replicado de las muestras de *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*. Los grupos de edad en estas muestras se han establecido a partir de la dentición. De este modo los individuos que no tuvieran el M3 emergido completamente se incluyen dentro del grupo de los inmaduros y aquellos que si lo presentan pertenecen al grupo de los adultos (Anemone *et al.*, 1996; Shea, 1989). La determinación del sexo se ha realizado también a partir de la dentición. Tanto *Pan* como *Gorilla* presentan un fuerte dimorfismo sexual marcado por el gran desarrollo de los caninos en los machos, además de la cresta sagital en el cráneo de los machos gorilas. Sin embargo, en los individuos más jóvenes que no presentan estas características el sexo no ha podido ser determinado.

***Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*:**
Colección de Primates del Museo de Historia Natural (Londres, Reino Unido)

Ambas muestras proceden de la colección de Primates del Museo de Historia Natural de Londres. Cada uno de estos individuos fue tratado para la obtención de la piel y el esqueleto. En general los huesos se limpiaron mediante la eliminación de los tejidos blandos, posterior cocción y por último se utilizaron bisturís para la eliminación de los restos de tejido blando. En algunos casos los huesos fueron desgrasados y/o blanqueados con varios productos químicos (*com. pers.* Dra. P. Jenkins).

Tabla 2.6. Muestras de *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* (Colección de Primates, NHM-Londres).

<i>Pan troglodytes</i>				<i>Gorilla gorilla</i>			
Especimen	Grupo	Sexo	Lado	Especimen	Grupo	Sexo	Lado
48.439	Inmaduro <5 años	Hembra	Derecho	61.7.29.8	Inmaduro <5 años	Hembra	Derecho
39.949	Inmaduro <5 años	Hembra	Izquierdo	61.7.29.4	Inmaduro <11 años	Hembra	Izquierdo
1939.1001	Inmaduro 5-12 años	Indet.	Izquierdo	1857.11.2.2	Inmaduro <8 años	Macho	Izquierdo
1939.3374	Inmaduro 5-12 años	Indet.	Izquierdo	1864.12.1.3	Inmaduro <5 años	Indet.	Izquierdo
1939.998	Inmaduro 5-12 años	Indet.	Derecho	1939.961	Inmaduro <4 años	Indet.	Derecho
1939.1002	Inmaduro 5-12 años	Indet.	Derecho	1939.937	Inmaduro <5 años	Indet.	Derecho
23.3.1.1	Adulto >12 años	Hembra	Izquierdo	1939.922	Adulto >12 años	Hembra	Derecho
1939.3367	Adulto >12 años	Hembra	Izquierdo	1939.934	Adulto >12 años	Hembra	Derecho
1939.3379	Adulto >12 años	Hembra	Derecho	1951.9.27.13	Adulto >12 años	Hembra	Derecho
1939.3386	Adulto >12 años	Macho	Izquierdo	1939.928	Adulto >12 años	Macho	Derecho
1939.3365	Adulto >12 años	Macho	Derecho	48.435	Adulto >12 años	Macho	Derecho
1939.3362	Adulto >12 años	Macho	Izquierdo	1948.3.3.2	Adulto >12 años	Macho	Izquierdo

CAPÍTULO 3

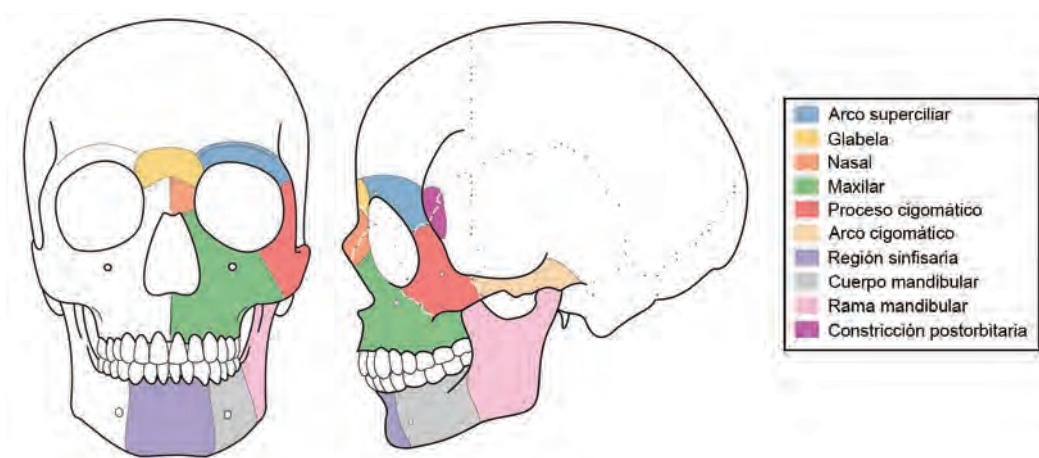
Métodos y Protocolo

METODOLOGÍA

En el presente estudio, la elaboración de los patrones de modelado óseo se realiza mediante la identificación de microestructuras de la superficie del hueso que están relacionadas con las actividades celulares de formación y reabsorción ósea. Para el análisis de la superficie del esqueleto facial y la mandíbula se ha desarrollado una nueva metodología en este tipo de estudios que emplea el Microscopio Óptico de Luz Incidente (MLI). Esta metodología se basa en estudios previos que reconocen los campos de modelado de la superficie del hueso con el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) (Boyde & Hodbell, 1969; Boyde & Jones, 1972; Jones & Boyde, 1970; 1976). Sin embargo, tanto el MLI como el MEB limitan el tamaño y las características del material que queremos observar. Por un lado, el tamaño está limitado por el espacio que hay entre el objetivo y la platina (MLI) o por el tamaño de la cámara (MEB) donde debe alojarse la muestra. Por otro lado, las muestras deben metalizarse para no reflejar demasiado la luz (MLI) o para ser conductoras (MEB). Estos dos requerimientos implican la alteración irreversible de ejemplares originales de gran valor como los analizados en la presente tesis. Para solucionar este problema se elaboran réplicas de alta resolución que reproducen fielmente el microrelieve del material original y que se ajustan a los requerimientos impuestos por las técnicas microscópicas. El análisis microscópico de réplicas de alta resolución desarrollado por Grundy (1974) y reconocido en trabajos posteriores (Pferfferkorn & Boyde, 1974; Pameijer, 1978), supone un gran avance en los estudios microscópicos de la superficie de los restos óseos actuales y fósiles. Su utilidad dentro del campo de la paleoantropología queda reflejada en los trabajos de Shipman (1981), Scott (1982), Rose (1983) y Bromage (1982; 1984a; b; 1985; 1986; 1987; 1989). En este capítulo se explica cómo se elaboran las réplicas de alta resolución, contrastamos los resultados obtenidos con el MLI y con el MEB y exploramos nuevas técnicas microscópicas: el Microscopio Confocal Láser.

1. Réplicas de alta resolución

Para la elaboración de las réplicas de alta resolución de *Homo sapiens*, *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* se ha tomado una de las mitades del esqueleto facial y mandibular, puesto que la información obtenida de cada una de ellas es prácticamente la misma (Enlow & Harris, 1964). En el caso de las muestras fósiles: *Homo heidelbergensis* (Sima de los Huesos y Arago) y *Homo neanderthalensis* (El Sidrón y Zaskalnaya VI) se ha replicado por completo cada espécimen. Las réplicas de alta resolución corresponden a diferentes regiones del esqueleto facial y la mandíbula (Figura 3.1). De este modo, diferenciamos en la mandíbula tres regiones: región sinfisaria, cuerpo y rama, y en el esqueleto facial ocho regiones: arco superciliar, glabella, nasal, maxilar, proceso cigomático, arco cigomático, tuberosidad maxilar y constricción post-orbitaria. El proceso para la elaboración de las réplicas de alta resolución consiste en una serie de pasos: limpieza del material original, elaboración del molde negativo, preparación del negativo y elaboración del molde positivo. Por último, el molde positivo es metalizado con oro para su observación al microscopio. A continuación explicamos cada uno de estos pasos.



Limpieza del material original

Antes de comenzar la elaboración de las réplicas de alta resolución es imprescindible que la superficie del hueso esté completamente limpia. En general, el material óseo que estamos estudiando es una estructura porosa y relativamente frágil, mas aún cuando se trata de un fósil. Por esta razón, hemos evitado el uso de cepillos y algodón que pueden dañar la superficie ósea destruyendo las características microestructurales (Bromage, 1984a). La limpieza del material actual –*Homo sapiens*, *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*– se ha realizado siguiendo los requisitos aconsejados por los conservadores de las colecciones de cada centro. De este modo, para

la limpieza de la muestra de *Homo sapiens* se ha realizado un molde negativo aplicando una capa de silicona que luego se separa para eliminar los elementos (como tierra y grafito) que pudieran estar adheridos en los microrelieves de la superficie. Esto es debido al estado de conservación de los esqueletos de la colección que no pueden limpiarse ni con agua ni con alcohol para evitar la contaminación orgánica (hongos, etc). Por otro lado, las muestras de *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* se han limpiado con alcohol de 60° aplicado con un pincel suave de pelo de marta.

En el caso de las colecciones de fósiles es necesario conocer los productos químicos utilizados para su conservación. Del material fósil estudiado, las muestras de El Sidrón (excepto la Mandíbula-1, Mandíbula-2, SDR-009 y SDR-011) y de Zaskalnaya VI no han sido tratadas con productos químicos, por lo que la limpieza ha consistido en aplicar agua con un pincel de pelo de marta. En la muestra de El Sidrón, los especímenes Mandíbula-1, Mandíbula-2, SDR-009 y SDR-011 fueron tratados con el consolidante Primal (*com. pers.* Javier Fortea). Las dos muestras de *Homo heidelbergensis*, Sima de los Huesos y Arago, han sido tratados con consolidantes. En el caso de la muestra de la Sima de los Huesos, los fósiles recuperados en las campañas anteriores a 2001 están conservados con Primal AC33 mientras que los fósiles de las últimas campañas fueron tratados con Paraloid. Por otro lado, los fósiles de la muestra de Arago han sido tratados con un consolidante que tiene como base la celulosa. La presencia de estos consolidantes enmascara las características microestructurales del hueso por lo que es necesaria su eliminación con disolventes orgánicos. Los problemas causados por estos consolidantes se tratan en el siguiente apartado.

Algunos especímenes de El Sidrón y la Sima de los Huesos han sido tratados con la resina acrílica Primal AC33. Este consolidante una vez aplicado es insoluble en agua pero teóricamente soluble en disolventes orgánicos como la acetona. Sin embargo, con el tiempo el producto sufre una evolución y envejecimiento que da como resultado la irreversibilidad y pérdida de solubilidad. Este problema se acentúa en el caso del hueso puesto que el consolidante penetra a través de su estructura porosa dificultando su eliminación. La observación al microscopio de las réplicas de los especímenes tratados con Primal AC33 –El Sidrón: Mandíbula-1, Mandíbula-2, SDR-009 y SDR-011; Sima de los Huesos-Atapuerca: AT-605 (individuo XXII), AT-792 (Individuo XXVII), AT-505 (Individuo XIX) y AT-950 (Individuo XXXI)– constata la presencia del polímero, impidiendo ver los microrelieves de la superficie del hueso, incluso después de tratarlas con agua e intentar disolverlo con acetona (excepto en SDR-009 y

Problema de los consolidantes

SDR-011) (Ver Figura 3.16, página 77). En el caso de los especímenes de El Sidrón SDR-009 y SDR-011 el análisis microscópico muestra campos de actividad celular tras el tratamiento con acetona, posiblemente porque estos fragmentos fueron consolidados con una menor cantidad de Primal. Se han buscado otros métodos para eliminar este consolidante pero la única solución posible era aplicar disolventes más fuertes que la acetona como el tolueno o xileno, que fueron descartados dada la elevada probabilidad de dañar la superficie ósea (Bromage, 1984a).

Debido a estos graves problemas de irreversibilidad del Primal AC33, la muestra de la población de El Sidrón (*Homo neanderthalensis*) y Sima de los huesos (*Homo heidelbergensis*) queda reducida a aquellos especímenes que no han sido tratados con este consolidante. Los problemas que ocasiona el Primal en el estudio del registro fósil de la Sima de los Huesos hizo que fuera sustituido por el consolidante llamado Paraloid. En este caso, la limpieza con agua destilada y acetona de la mandíbula AT-2438 (Individuo XXIV), tratada con este producto, resultó positiva observándose las distintas texturas al microscopio. No obstante, el uso de disolventes como la acetona puede dañar la superficie del hueso y dejar restos que enmascaren los microrelieves óseos, por lo que debe ser utilizado lo menos posible (Bromage, 1984a).

Un problema similar nos encontramos en los especímenes de Arago. Los fósiles pertenecientes a esta colección fueron tratados con un consolidante basado en celulosa que en principio es soluble con disolventes. Desconocemos si este producto químico también sufre cambios en su estructura con el tiempo, pero hemos comprobado que su eliminación ha sido imposible después de aplicar agua y acetona. Este consolidante permanece en el hueso cubriendo las microestructuras relacionadas con la actividad celular, por lo que toda la muestra de Arago tuvo que ser descartada.

Elaboración de las réplicas de alta resolución

El método utilizado para la realización de los moldes consta de dos fases (Rose, 1983), primero se realizan los moldes negativos a partir del original y segundo se obtiene la réplica positiva rellenando el molde de silicona con la resina (Figura 3.2). Para que estas réplicas reflejen fielmente los microrelieves de la superficie del hueso hay que utilizar los productos químicos adecuados. Las variables que debemos tener en cuenta a la hora de escoger el material para realizar los moldes (negativos y positivos) son: facilidad de manejo y aplicación, viscosidad, tiempo de trabajo y de fraguado, compatibilidad entre la resina y la silicona, resolución, resistencia a la tensión (fuerza necesaria para desprender el molde nega-

tivo del original) y respuesta de la resina a la metalización (Bromage, 1985; Bermúdez de Castro *et al.*, 1989).

En este trabajo se ha escogido para la realización de los negativos la silicona Exaflex Injection Type, Hydrophilic Vinyl Polysiloxane, Type 3 low viscosity (DVD Dental, S.A.). Este material ha sido utilizado en otros estudios similares (Bromage, 1986; 1987), donde se ha comprobado su resolución a la hora de reproducir las características de la superficie ósea y se ha confirmado su eficacia en la réplica de fósiles (Bromage, 1987). La silicona se compone de una base y un endurecedor que se mezclan en la misma proporción, aunque en lugares con elevada humedad ambiental o temperaturas bajas es necesario aumentar la cantidad de endurecedor (Rose, 1983). A la hora de hacer la silicona hay que considerar las características del material esquelético con el que estamos trabajando y su estado de conservación. En este trabajo, tanto el esqueleto facial como la mandíbula presentan una estructura ósea porosa y zonas muy frágiles con una delgada capa de hueso cortical (sobre todo en los individuos inmaduros y los fósiles). En estos casos hay que reducir la viscosidad de la silicona disminuyendo la cantidad de endurecedor, evitando que penetre en pequeños espacios que puedan dañar el hueso cuando desprendemos el negativo (Bromage, 1987). La aplicación de esta silicona se realiza con una espátula de madera para evitar dejar marcas en la superficie del hueso. Ponemos una pequeña cantidad de silicona en un extremo de la zona que queremos duplicar y la extendemos lentamente por la superficie presionando para evitar la formación de burbujas. Este es el paso más importante y debe realizarse correctamente para que las características microestructurales de la superficie del hueso queden perfectamente recogidas. Cuando el material de impresión esté seco se separa del original (Figura 3.2a).

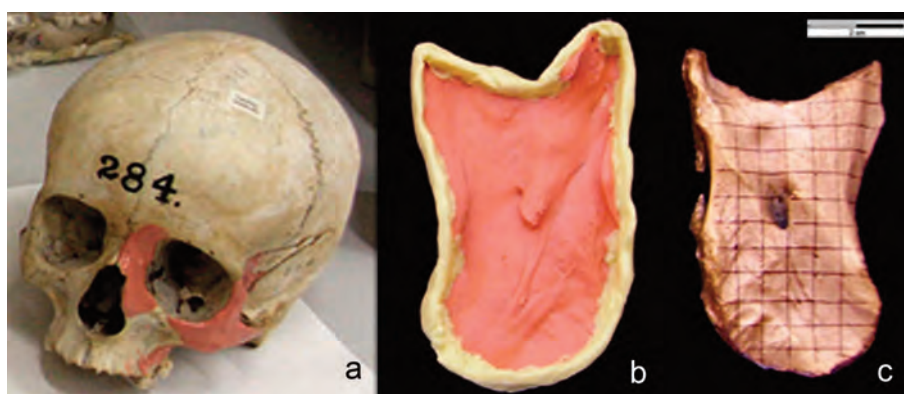


Figura 3.2. Elaboración de los moldes de alta resolución. **a:** elaboración de los moldes negativos; **b:** molde negativo de silicona de la rama interna de *Homo sapiens* preparado con bordes de silicona Optosil; **c:** molde positivo metalizado y con la cuadrícula.

Una vez que tenemos el molde negativo es necesario delimitarlo confeccionando una especie de recipiente que evite la pérdida de la resina cuando hagamos el molde positivo (Figura 3.2b). Para ello se ha utilizado

una silicona que consta de dos componentes Optosil P plus (base) y Optosil-Xantopren (catalizador) (DVD Dental, S.A.), mezclados en la proporción que indica el fabricante. Las principales ventajas que presenta esta silicona es la posibilidad de moldearlo durante un cierto tiempo para ajustarlo al borde del negativo, y que no es grasa de modo que la superficie de la silicona no se ve afectada. Cuando esta silicona ha fraguado continuamos con la elaboración del positivo. Estos moldes negativos se guardan en bolsas de plástico de cierre hermético con toda la información del espécimen.

Para hacer los moldes positivos se utiliza la resina epoxy Feropur (Comercial Ferroca, S.A.), que es compatible con las siliconas y tiene una velocidad de fraguado alta (aprox. 8 minutos). Al igual que las siliconas, la resina consta de dos componentes: parte A (base) y parte B (endurecedor), que deben mezclarse en proporciones iguales. Esta mezcla se vierte lentamente sobre el negativo para que no se formen burbujas e inmediatamente se produce una reacción exotérmica y comienza a adquirir un tono blanquecino (Figura 3.2c). Cuando el positivo ha fraguado se separa de la silicona y se guardan en bolsas de plástico etiquetadas de la misma forma que los moldes negativos.

2. Técnicas de microscopía

El mecanismo de modelado óseo es un fenómeno que ocurre en la superficie del hueso. Es a este nivel donde las células óseas actúan y dejan las características microscópicas relacionadas con su actividad que tienen que ser identificadas para la elaboración de los patrones de modelado óseo. Los primeros estudios de estos mapas de reabsorción/deposición llevados a cabo en los años 60 por Enlow (1962; 1966a; Enlow & Harris, 1964) se basaban en el estudio de los cortes histológicos del hueso. Estos trabajos siguen protocolos histológicos destructivos inaplicables en el estudio de materiales de gran valor, como ejemplares únicos o fósiles. Posteriormente, en los trabajos de Boyde y Hobdell (1969) se muestra un método alternativo y no invasivo para estudiar los procesos relacionados con el crecimiento del hueso que consiste en el análisis de la superficie de hueso mediante microscopio electrónico de barrido (MEB). En este sentido se desarrollan una serie de trabajos que muestran la relación entre las características microestructurales y las actividades de modelado óseo: formación y reabsorción de hueso (Boyde, 1972; Boyde & Hodbell, 1969; Boyde & Jones, 1972; Jones & Boyde, 1970; 1976). Estos datos han sido utilizados en este trabajo para aplicar por primera vez el microscopio

óptico de luz incidente (MLI) en el análisis de la superficie ósea, comparar los resultados entre el MLI y el MEB y explorar otras técnicas microscópicas como el Microscopio Confocal Láser.

Antes de comenzar el análisis microscópico es necesario adecuar las réplicas para su observación. Por un lado, en el MLI las muestras de color claro reflejan demasiado la luz y no permite distinguir los microrelieves superficiales. Por otro lado, las muestras que se observan con el MEB tienen que ser conductoras para obtener una imagen más nítida. Puesto que las mismas muestras serán observadas al MLI y al MEB para la comparación de estas dos técnicas microscópicas cubrimos las réplicas con una fina capa de oro en el metalizador (Sputter Coater SC510 BIORAD, MNCN, CSIC). Tras la metalización de las réplicas, y con el fin de facilitar la localización de las características microestructurales del hueso, se ha dibujado una cuadrícula sobre su superficie con un rotulador fino (0,05 de grosor) de tinta negra (Figura 3.2c). La cuadrícula resultante está formada por cuadros de 5 X 5 mm. aproximadamente, que están numerados en ambos ejes siendo el origen el cuadro inferior izquierdo (coordenada 1,1). Cada uno de estos cuadros ha sido analizado con el MLI a 200 aumentos para recoger la información histológica que observamos dentro del cuadro.

Preparación de las réplicas de alta resolución para su observación microscópica

Los patrones de modelado óseo presentados en esta tesis se han obtenido mediante el análisis de la superficie ósea con el Microscopio Óptico de Luz Incidente (MLI) BX51 TRF (MNCN, CSIC). Este microscopio se ha utilizado por primera vez en este tipo de estudios por lo que hemos desarrollado un protocolo para el reconocimiento de las características microestructurales del hueso que desarrollamos en la siguiente parte de este capítulo (ver página 69). La identificación de estas características se ha realizado fundamentalmente a 200 aumentos. El funcionamiento del MLI es el mismo que el de los microscopios ópticos convencionales con la diferencia de que la luz procede de la parte superior reflejándose sobre la muestra. En este tipo de microscopios la profundidad de campo es reducida de modo que sólo podemos enfocar un plano y por tanto las imágenes obtenidas tienen dos dimensiones.

MLI: una nueva técnica en el estudio del modelado óseo

Como hemos comentado en el punto anterior hemos utilizado el MLI para analizar la superficie del hueso. Para contrastar los resultados obtenidos con esta técnica microscópica los hemos comparado con los del MEB (ver siguiente punto). Para ello observamos las mismas muestras con

Aplicación del MEB al estudio del modelado óseo

el MLI y con el MEB –modelo FEI QUANTA 200 (MNCN, CSIC). El funcionamiento del MEB es más complejo que el del MLI y consiste en hacer incidir sobre la muestra un haz de electrones. Para ello aplicamos un elevado voltaje sobre el filamento de tungsteno que hace que se ponga incandescente. Esto genera la excitación y emisión de haces de electrones que son dirigidos hacia la muestra por medio de un juego de lentes electromagnéticas dispuestas a lo largo de una columna en condiciones de vacío absoluto. Cuando el haz de electrones incide sobre la muestra metalizada se produce la excitación de los electrones de su superficie. Estos electrones, denominados electrones secundarios, son recogidos por un detector y emitidos a través de un tubo catódico como imágenes en una pantalla de televisión. En función de las irregularidades de la muestra, los electrones excitados de la superficie llegarán al detector con distinta velocidad reflejándose en la topografía. Esta elevada profundidad de campo permite enfocar distintos planos al mismo tiempo y obtener imágenes tridimensionales de la superficie del hueso.

Comparación entre el MLI y el MEB

Las diferencias entre estas dos técnicas microscópicas se observan en las imágenes obtenidas. En el MLI las imágenes son en color y en dos dimensiones mientras que en el MEB son el blanco y negro y en tres dimensiones (Figura 3.3). Estas diferencias no interfieren en la identificación de las microcaracterísticas de la superficie del hueso. Desde un punto de vista práctico el MLI presenta una serie de ventajas frente al MEB. Por una lado, una

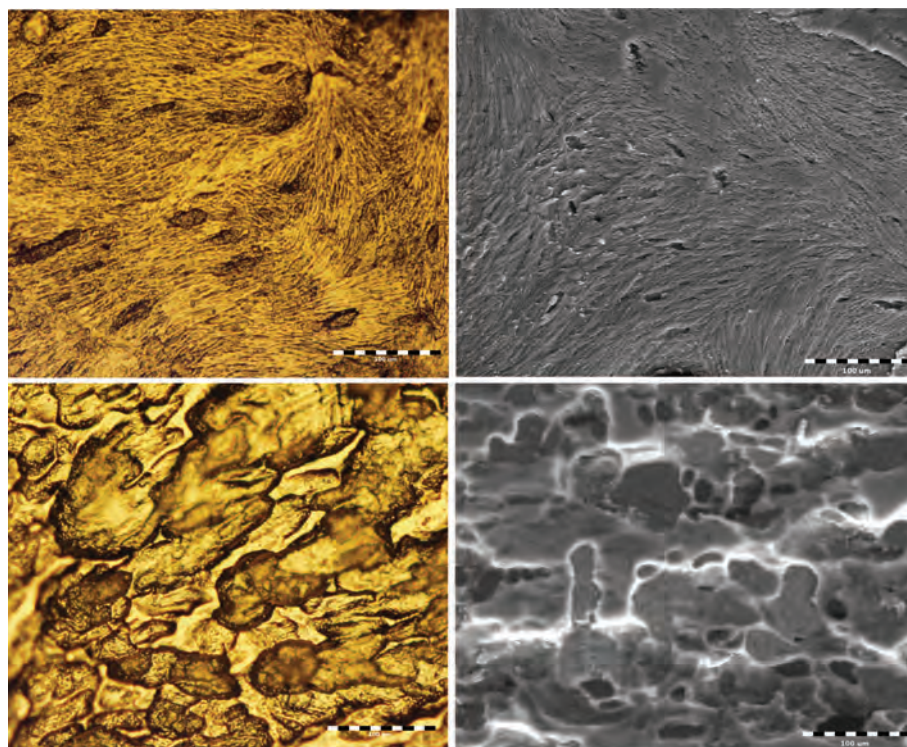


Figura 3.3. La fila superior muestra superficies de formación de hueso y la fila inferior superficies de reabsorción. MLI en la izquierda y SEM en la derecha. Las imágenes corresponden al espécimen de *Homo heidelbergensis* AT-2438. Escala: 100 μ m.

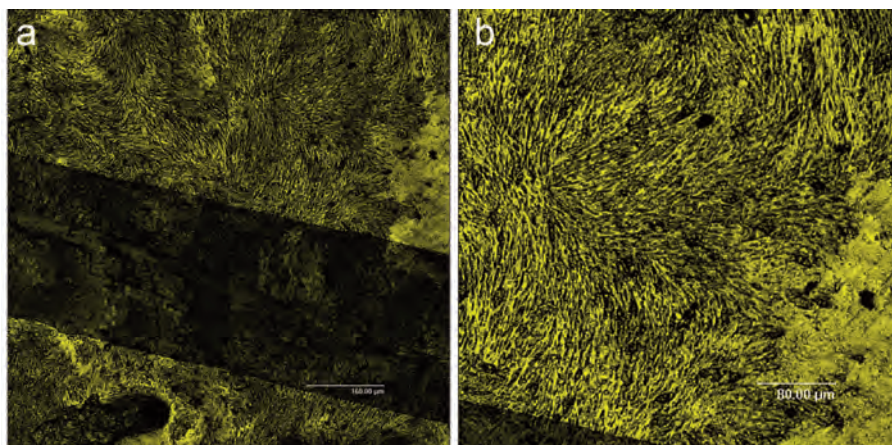
ventaja de infraestructura ya que el MLI tiene dimensiones más pequeñas que el MEB y no requiere unas condiciones especiales como, por ejemplo, una habitación aislada de vibraciones. Por otro lado, el MLI no tiene un funcionamiento complicado y es más sencillo de utilizar, mientras que el MEB requiere la intervención de un técnico especialista. Estas dos ventajas hacen del MLI una técnica más accesible que reduce el tiempo para analizar las muestras. Por último el MLI es más económico.

El uso del MLI presenta ciertas ventajas frente al MEB en este tipo de estudios paleohistológicos. Sin embargo, uno de los puntos que aún queda por mejorar es el tiempo requerido para la obtención de los resultados, que implica la observación a 200 aumentos de toda la superficie ósea y el posterior procesamiento manual de los datos hasta obtener los mapas de modelado óseo. Durante el desarrollo de esta tesis se han explorado alternativas que permitan procesar la información obtenida con el microscopio en el menor tiempo posible. Entre las técnicas microscópicas que se encuentran a nuestro alcance el Microscopio Confocal Láser es el método más plausible. Su funcionamiento consiste en hacer un barrido puntual focal, es decir, las lentes del microscopio enfocan la luz láser sobre un solo punto de la muestra: el punto focal. La fluorescencia o luz reflejada emitida por el punto iluminado accede a un detector atravesando un diafragma que excluye la luz emitida por elementos situados en puntos alejados del plano focal. La imagen completa de la muestra se consigue mediante la exploración punto por punto de ésta, para lo cual debe desplazarse la muestra.

Esta técnica microscópica se utiliza en la investigación biomédica para análisis de epifluorescencia y dentro de la ciencia de los materiales para la observación de la morfología o defectos en sólidos. La observación de la superficie del hueso toma como referencia esta última aplicación ya que permite analizar los microrelieves estructurales relacionados con la formación y reabsorción de hueso. Concretamente, se ha realizado un ensayo para la adquisición de imagen por reflexión del láser (línea Ar de 488 nm). Como se observa en la Figura 3.4 las imágenes obtenidas son similares a las del MLI y MEB, es decir, pueden identificarse las microestructuras relacionadas con la actividad celular ósea. Uno de los atractivos que presenta el microscopio confocal láser utilizado en esta tesis (Leica TCS SP2 IRE2 del Servicio Interdepartamental de Investigación (SIdI-UAM)) es la platina móvil. Gracias a este tipo de platina se puede rastrear la superficie de la muestra situada en ella de forma automática. Para ello, se coloca el objetivo del microscopio sobre la coordenada inicial en la

Exploración de otras técnicas microscópicas: Microscopio Confocal Láser

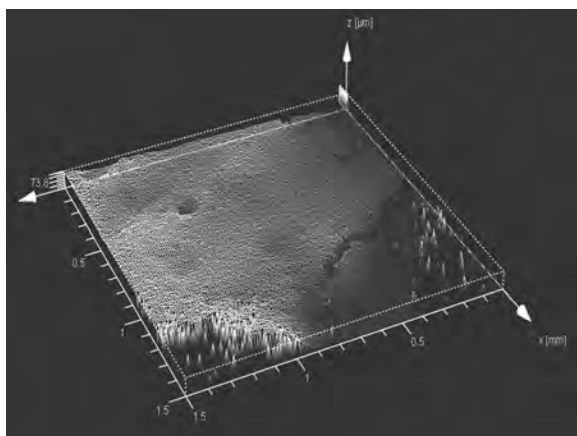
Figura 3.4. Imágenes de la superficie ósea del individuo (*Homo sapiens*) obtenidas con el microscopio confocal.



muestra y a través del *software* asociado (LCS (*Leica Confocal Software*)) se introduce la coordenada final. El microscopio comienza a tomar una secuencia de cortes ópticos de la muestra en los ejes X, Y y Z; esta secuencia se presenta como un lote de imágenes que se procesan posteriormente para generar una imagen en 2D, 3D o como película. A su vez las imágenes resultantes pueden ser analizadas con el mismo *software* y obtener la topografía de la superficie del hueso Figura 3.5. A pesar de estos buenos resultados existe un problema: la platina móvil cubre áreas muy pequeñas y las muestras analizadas en esta tesis –esqueleto facial y mandíbula– son muy grandes por lo que la observación, por ejemplo, de la superficie externa de la rama mandibular de *Homo sapiens* podría llevar más de una semana.

No obstante, este microscopio abre una nueva vía metodológica en el estudio paleohistológico de la superficie del hueso que no debería desaprovecharse. A partir de los resultados obtenidos se plantean para un futuro una serie de puntos a desarrollar:

Figura 3.5. Imagen que muestra la topografía de la superficie de formación de hueso de la Figura 3.4.



1- Mejorar el modo de automatizar la observación microscópica de la superficie del hueso. Como principal objetivo se busca el barrido de una superficie en el menor tiempo posible con la ayuda de una platina motorizada y un *software* similar al utilizado en el microscopio confocal láser del CBM-UAM.

2- Elaborar de un programa de ordenador que analice la topografía de estas imágenes 3D. De este modo se crearían los rangos de valores relativos a los relieves los cuales se relacionarían con una determinada actividad celular. Dicha relación podría codificarse en un color que resultaría en un mapa de actividad celular como los obtenidos manualmente en esta tesis.

PROTOCOLO DE OBSERVACIÓN DE LA SUPERFICIE ÓSEA CON MICROSCOPIO ÓPTICO DE LUZ INCIDENTE

El estudio microscópico de la superficie del hueso llevado a cabo en esta tesis supone el empleo por primera vez en este tipo de estudios del Microscopio óptico de Luz Incidente (MLI). En el protocolo que presentamos en este capítulo se describen las microestructuras identificadas con el MLI que se relacionan con la actividad celular de formación y reabsorción ósea, así como otras características que se observan en la superficie del hueso. La identificación de las microestructuras está basada en diversos trabajos de Boyde y colaboradores en los que se describen las microestructuras observadas al MEB y se establece la relación con las actividades celulares de modelado óseo (Boyde & Hodbell, 1969; Boyde, 1972; Boyde & Jones, 1972; Jones & Boyde, 1970; 1976).

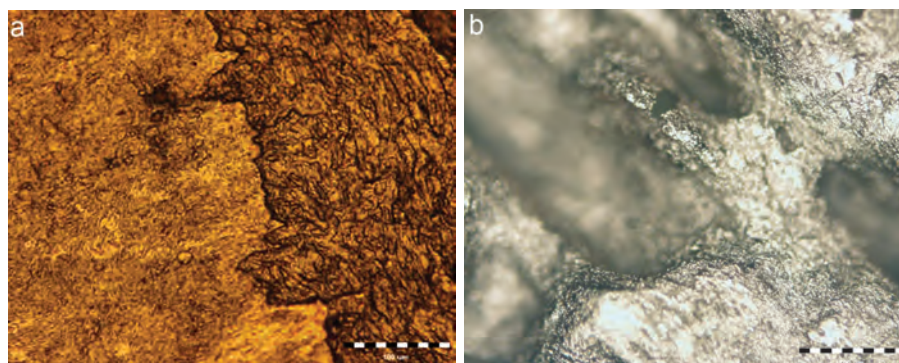
La información obtenida del análisis de la microanatomía de la superficie ósea con el MLI varía en función de los aumentos a los que se observa la muestra. A 100 aumentos reconocemos el relieve de la superficie del hueso, es decir, la topografía ósea producida por los sistemas anatómicos asociados al hueso (vascular, nervioso y muscular). A 200 aumentos se reconocen las microestructuras resultantes de la actividad celular. En este bloque detallaremos las características que se distinguen en la superficie del hueso al observarlas a 100 y 200 aumentos con el MLI y su interpretación biológica. Estas descripciones se complementan con imágenes al MLI del material analizado en esta tesis. Además, estas imágenes se compararán con las imágenes obtenidas al MEB de la misma región fotografiada, y se contrastará con la información proporcionada por otros autores.

1. Nivel de observación 100X

La observación de la muestra a 100 aumentos nos proporciona información acerca del relieve o topografía de la superficie ósea, es decir, la distancia en altura que hay entre dos puntos de una misma superficie. Durante el análisis microscópico observamos que hay superficies de *relieve plano* en las que los puntos de la misma superficie están prácticamente a la misma altura. En este tipo de superficies la observación con el MLI no es complicada puesto que se puede enfocar un área más extensa al mismo tiempo sin que existan problemas por la profundidad de campo (Figura 3.6 a). Sin embargo, una gran parte de la superficie del hueso presenta un *relieve abrupto* que impide enfocar simultáneamente

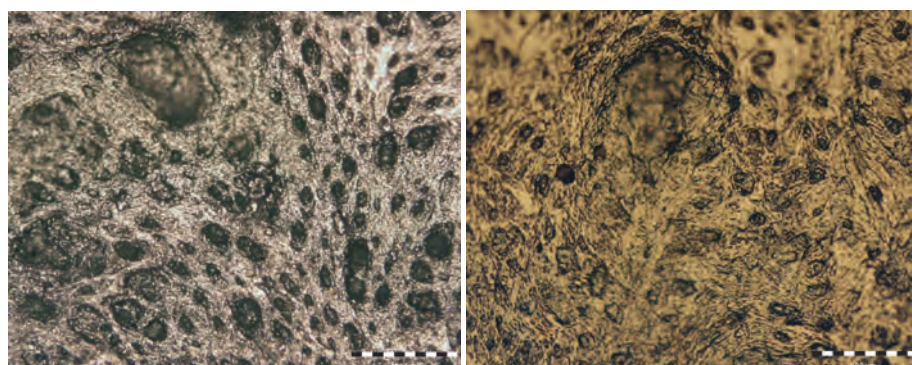
todo el área ya que los puntos de una misma superficie están situados a distintas alturas. Los diferentes relieves que observamos a 100 aumentos están originados por los sistemas autónomos asociados al hueso: muscular, nervioso y vascular. Las inserciones musculares provocan desniveles acentuados o crestas que suelen presentar una dirección determinada. Es el caso de la apófisis coronoides donde las crestas están dispuestas desde el extremo de la apófisis hacia la fosa triangular de la rama mandibular; o en el cóndilo donde las crestas se disponen de forma paralela a su borde posterior. Otros agentes que causan relieves abruptos son los capilares sanguíneos que dejan su huella de paso, provocando desniveles a modo de canal de perfil suave (Figura 3.6 b).

Figura 3.6. (a) Superficie de relieve plano, *Pan troglodytes* 1939-998, rama interna (6,2); (b) Superficie de relieve abrupto, *Homo sapiens* 218, rama externa (2,7). MLI, Escala 100 μ m.



Además del tipo de relieve, a 100 aumentos distinguimos macroestructuras generadas por la penetración de vasos sanguíneos y nervios. De este modo diferenciamos orificios con bordes suaves de distinto diámetro: forámenes de 2,7 mm, por donde penetran vasos sanguíneos y nervios, y poros de 0,13 mm de diámetro, que sirven de entrada a los capilares. Este último caso es muy frecuente en la región del arco superciliar y la glabella (Figura 3.7a). Otra característica son unas concavidades (de 8,86 μ m de diámetro) que se extienden en un área limitada de la superficie pero sin localización determinada, que corresponden a las zonas donde se insertan las fibras de Sharpey (Figura 3.7b). Boyde (1972) define como “hueso de las fibras de Sharpey” –*Sharpey fiber bone*– las áreas del hueso donde se localizan las inserciones de estas fibras que permiten la unión del periostio a la superficie del hueso.

Figura 3.7. Izquierda: Superficies con poros. *Pan troglodytes* 1939-13374, arco superciliar (7,2). Derecha: Superficie con huellas de la inserción de las fibras de Sharpey, *Homo heidelbergensis* AT-, sínfisis externa (4,4).. MLI, escala 100 μ m.



2. Nivel de observación 200X: Textura del hueso

Hemos definido la textura por el tipo de estructura que presenta la superficie ósea, es decir, el tipo y distribución de las unidades estructurales que constituyen la última lámina ósea formada. A 200 aumentos distinguimos en el hueso dos tipos de estructuras: fibras y lagunas, a partir de las cuales clasificamos las superficies en superficies de textura fibrosa y superficies de textura lagunar.

La textura fibrosa se caracteriza por la presencia de unas estructuras alargadas o fibras, que se anastomosan dando lugar a un entramado organizado (Figura 3.8). Estas estructuras alargadas son fibras de colágeno que han sido sintetizadas y mineralizadas por los osteoblastos. Durante el análisis microscópico de las superficies de formación observamos que en determinadas áreas las fibras de colágeno se agrupan y presentan una orientación preferente. Este tipo de superficies coincide con la descripción de Boyde y Hobdell (1969), Jones y Boyde (1970; 1976) y Boyde (1972) de las denominadas superficies de formación ósea: áreas extensas de fibras de colágeno, producidas por los osteoblastos, que presentan una dirección preferente. De este modo, relacionamos la textura fibrosa con el proceso de deposición o formación de hueso. La orientación preferente de las fibras de colágeno que observamos en determinadas áreas corresponde a “dominios” (Boyde & Jones, 1972), que están relacionados con grupos de osteoblastos que actúan coordinadamente en un área (Boyde & Hobdell, 1969; Jones & Boyde, 1970; 1976)

Superficie de textura fibrosa: Formación de hueso

El análisis de las áreas de formación de hueso nos ha permitido observar, en ocasiones, una transición desde las superficies fibrosas a superficies lisas y brillantes. Es decir, desde superficies donde las fibras de colágeno se diferencian unas de otras, hasta que gradualmente se fusionan y su identificación resulta casi imposible. Estas superficies sin unidades estructurales definidas o donde apenas se distingue el perfil de alguna fibra de colágeno se denominan superficies de textura pulida (Figura 3.8d). La interpretación de este tipo de superficies es controvertido ya que tienen dos explicaciones alternativas. Por un lado, podemos interpretar las superficies de textura pulida como superficies de reposo de la formación de hueso, pero también podemos interpretar que la ausencia de microestructuras se debe a la alteración de la superficie ósea. En el primer caso, la descripción de este tipo de superficies coincide con lo que Jones y Boyde (1970) y Boyde (1972) denominan superficies

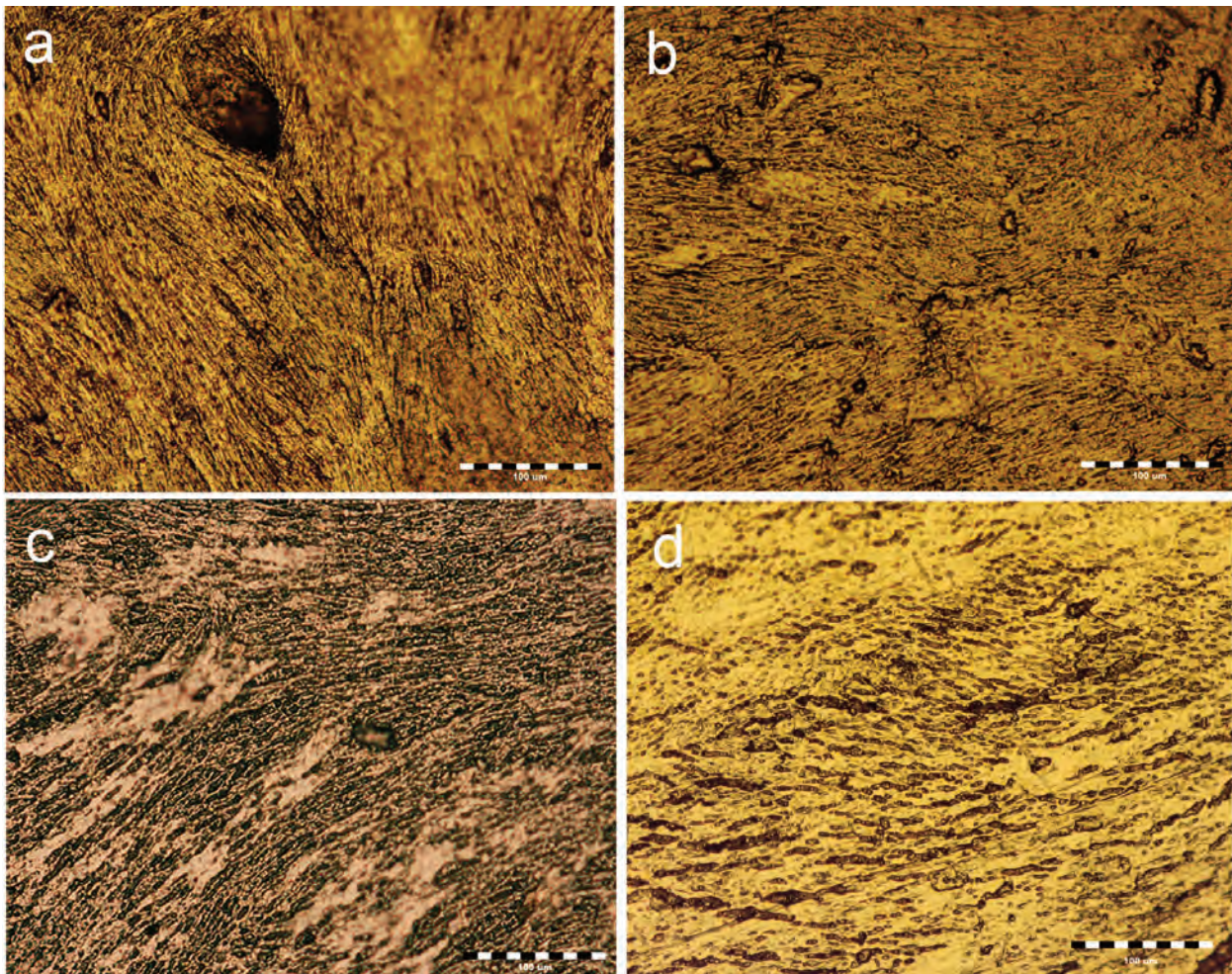


Figura 3.8. Superficie de textura fibrosa: formación de hueso. **a:** *Homo sapiens* (126 cuerpo interno (2,2)); **b:** *Pan troglodytes* (1939-998 cuerpo interno (6,1)); **c:** Gorilla gorilla (1864-12-1-3 cuerpo interno (5,2)); **d:** *Homo heidelbergensis* (AT-). MLI, escala 100µm.

de reposo –*resting surfaces*– caracterizadas por ser lisas y brillantes, como si estuviera cubiertas por un “barniz” suave. La apariencia de estas superficies se debe a que el frente de mineralización ha alcanzado al frente de formación y las fibras de colágeno pierden su identidad al quedar cubiertas por la matriz mineralizada (Boyde, 1972). Es decir, la actividad de síntesis por parte de los osteoblastos ha cesado y una vez mineralizadas las fibras de colágeno continúa la mineralización de la matriz fundamental. Estas superficies óseas suaves han sido descritas en más trabajos y se definen como áreas donde no hay ni formación ni reabsorción de hueso (Boyde, 1972; Marks *et al.*, 1996; Radlanski, 2003). Corresponden a las áreas del hueso cubiertas por periostio donde los osteoblastos no están activos y se observan como células aplanadas –*lining cells*– (Marks *et al.*, 1996) (ver Capítulo 1. Introducción, Apartado 4. Biología del hueso. Composición y células del hueso, página 23-25).

La segunda interpretación de estas superficies lisas es que su apariencia es consecuencia de los procesos tafonómicos que afectan a la superficie del hueso (Bromage, 1984a). En el caso de los fósiles no sería posible

distinguir las superficies de reposo de la formación de hueso de las superficies que han sufrido abrasión (Bromage, 1984a). Esto es debido a que cualquier alteración de la superficie ósea, desde el contacto con los dedos hasta el transporte del hueso y compactación en un sedimento, lleva a la destrucción de las fibras de colágeno que no se han formado completamente (com. pers. Dr. T. Bromage). Esta interpretación no considera la mineralización de la sustancia fundamental e incluso cuestiona las superficies de reposo de la formación descritas en muestras de hueso preparadas, es decir, que no han sufrido procesos tafonómicos. Teniendo en cuenta estas dos interpretaciones alternativas, en esta tesis hemos considerado las superficies de textura pulida como superficies alteradas, y en ningún caso hacemos referencia a las superficies de textura pulida, es decir, superficies de reposo de la formación de hueso. La correspondencia o no de este tipo de superficies con el reposo de la actividad de deposición permanece como un problema que deberá abordarse en futuras investigaciones.

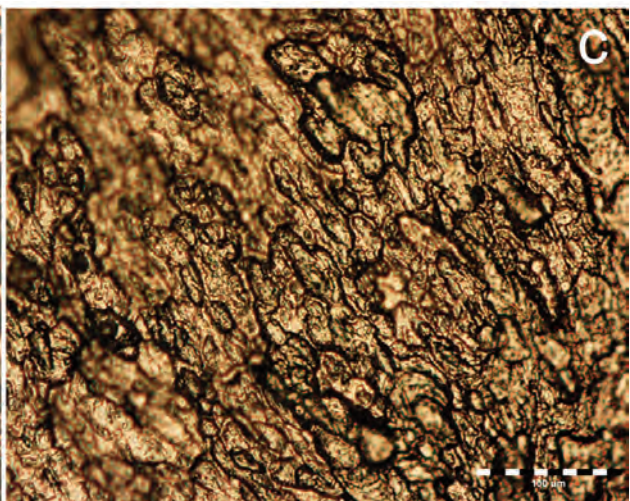
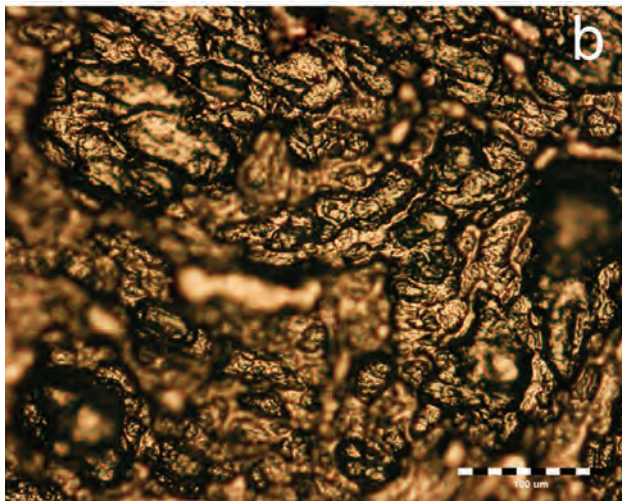
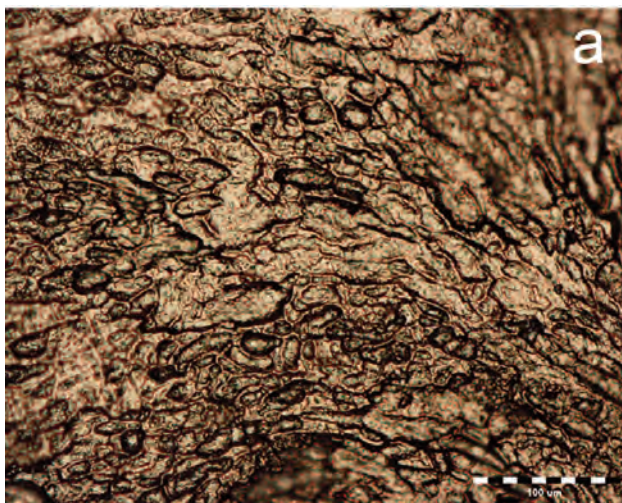


Figura 3.9. Superficie de textura lacunar: reabsorción de hueso. **a** *Homo sapiens* (144 rama interna (3,5)); **b** *Pan troglodytes* (1939-3374 rama interna (1,7)); **c** *Gorilla gorilla* (1864-12-1-3 cuerpo interno (5,4)). MLI, escala 100 µm.

Superficie de textura lagunar: Reabsorción de hueso

Esta textura se caracteriza por la presencia de concavidades o lagunas delimitadas por un borde definido. Dichas lagunas no presentan una orientación preferente y su forma y tamaño es variable e irregular (Figura 3.9). Estas concavidades que hemos identificado con el MLI y con el MEB son idénticas a las denominadas lagunas de Howship descritas en trabajos previos (Boyde & Hobdell, 1969; Jones & Boyde, 1970; Boyde & Jones, 1972; Boyde, 1972). Estas lagunas están originadas por la actividad de los osteoclastos que reabsorben el hueso (Boyde & Hobdell, 1969), por lo que estas áreas corresponden a superficies de reabsorción ósea. Las lagunas de reabsorción presentan distinto tamaño y forma debido a la capacidad que tienen los osteoclastos de emitir pseudópodos, cada uno de los cuales actúa como una unidad funcional que da lugar a estas lagunas irregulares (Boyde, 1972). Además de las superficies de reabsorción de hueso Jones y Boyde (1970) y Boyde (1972) distinguen otro tipo de superficie relacionada con el estado de reposo de los osteoclastos a la que denominan áreas reabsorbidas *–resorbed areas–*. Según estos autores, en estas superficies de “reposo de reabsorción” las lagunas de Howship no son tan profundas y los bordes son más suaves comparándolas con las de reabsorción activa. Sin embargo, las muestras que hemos analizado en esta tesis presentan en ocasiones la superficie del hueso alterada por factores externos que no permiten diferenciar si estamos ante una superficie de reposo de la reabsorción o ante una superficie de reabsorción erosionada. Por esta razón no hemos considerado este tipo de superficie en la tesis.

3. Alteraciones que interfieren en la interpretación de la textura ósea

La identificación de las características microestructurales se complica cuando la superficie ósea está alterada por procesos ajenos a la biología del hueso. Los estudios previos que permitieron la identificación de las microcaracterísticas óseas y su relación con los procesos de remodelación se realizaron con hueso con la superficie intacta. Para ello las muestras fueron sometidas a un tratamiento que elimina la materia orgánica sin dañar la superficie del hueso (Boyde & Hobdell, 1969; Jones & Boyde, 1970; Boyde & Jones, 1972; Boyde, 1972). Sin embargo, el material óseo actual y fósil estudiado en esta tesis ha estado expuesto a la acción de los agentes físicos y químicos del medio donde se encuentra, así como al daño producido durante su tratamiento y/o manipulación. Como consecuencia, las características de la lamela ósea superficial están alteradas

dificultando y/o impidiendo su interpretación. En este apartado se describen los agentes que alteran la microestructura del hueso y su reflejo en la superficie ósea en las muestras analizadas.

Erosión: La superficie presenta un aspecto granuloso y no se observan ni fibras colágeno ni lagunas de Howship. A 200 aumentos vemos unos puntos brillantes dispersos por toda la superficie que corresponden a picos y valles de poca longitud, lo que genera una superficie de perfil irregular (Figura 3.10).

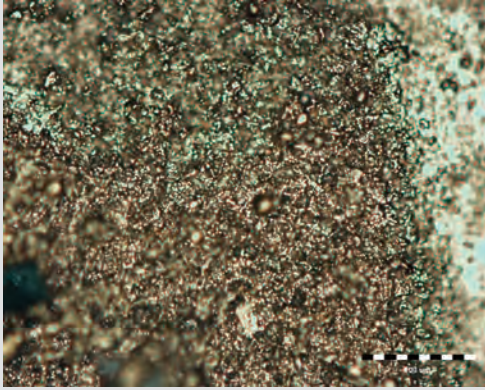


Figura 3.10.

Fractura: Se observa la pérdida de un área de la superficie ósea lo que permite ver las lamelas inferiores. Estas zonas están delimitadas por unos bordes rectos y regulares (Figura 3.11).

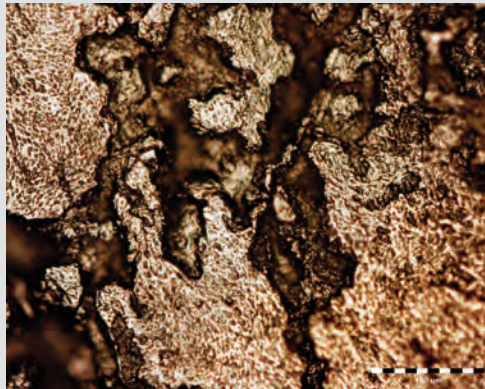


Figura 3.11.

Fisuras: La superficie del hueso presenta unos espacios alargados con límites quebrados. La presencia de estas grietas o fisuras se observan en los especímenes del material actual estudiado en esta tesis. Posiblemente, estas fisuras se produjeron por la cocción de los huesos para su limpieza así como por el tratamiento con productos químicos para la eliminación de los tejidos que pudieran estar adheridos a la superficie ósea (*com. pers. Dra. Y. Fernández-Jalvo*) (Figura 3.12).

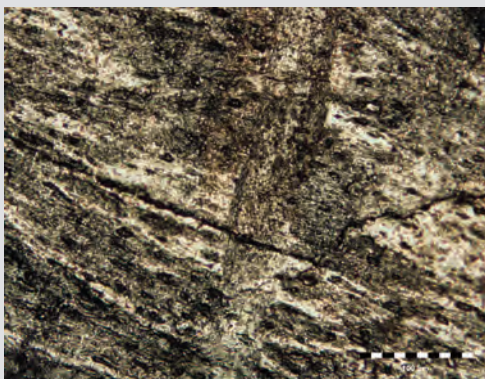


Figura 3.12.

Deslizamiento de partículas (*trampling*): Surcos longitudinales de borde irregular provocados por el deslizamiento de partículas sobre la superficie del hueso (Figura 3.13).

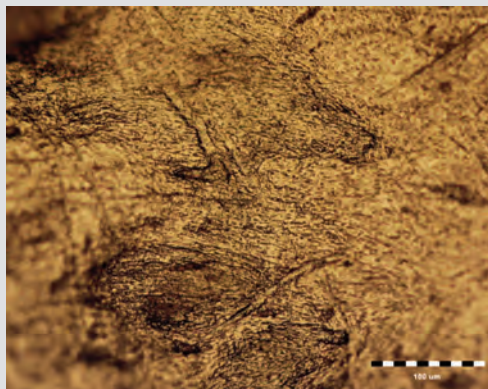


Figura 3.13.

Marcas de utensilios: Se observan señales regulares delimitadas por líneas paralelas y de aspecto liso y brillante (Figura 3.14).

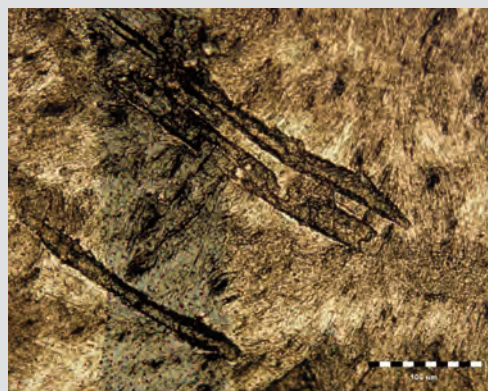


Figura 3.14.

Réplicas defectuosas: Durante la elaboración del molde negativo y/o positivo se pueden producir burbujas de aire en la silicona y/o resina. Estas burbujas quedan reflejadas en el molde positivo como espacios delimitados por unos bordes regulares y lineales que le dan un aspecto de estrella (Figura 3.15).

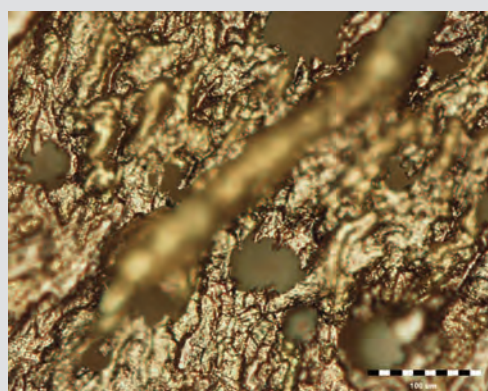
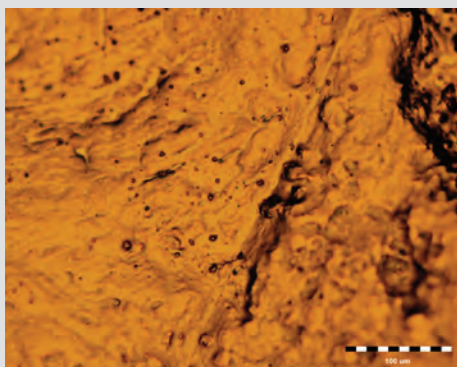
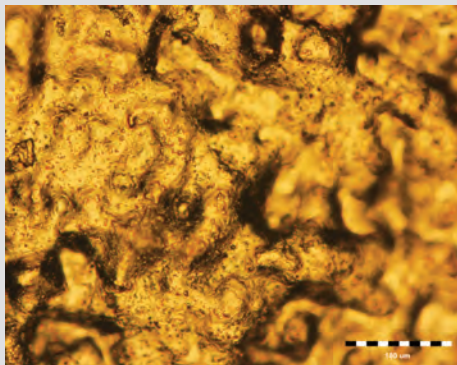


Figura 3.15.

Consolidantes: Uno de los principales problemas que impiden estudiar la superficie del hueso es el uso de productos para la conservación de los fósiles. Entre estos productos se encuentra el Primal AC33 que fue utilizado en parte de la muestra de la la Sima de los Huesos –AT-505, AT-605,



AT-792 y AT-950–, en la muestra de Arago y en parte de la muestra de El Sidrón –Mandíbula-1, Mandíbula-2, SDR-009 y SDR-011. En estos casos el consolidante forma una película o lámina que oculta la microestructura del hueso y por tanto se observa al microscopio, tanto al MLI como al MEB, una superficie pulida y brillante en la que no se distinguen microestructuras óseas (Figura 3.16). Sin embargo, el análisis microscópico de los especímenes SDR-009 y SDR-011 nos ha permitido identificar características de modelado óseo. Esto puede ser debido a que estos dos fragmentos fueron cubiertos con menor cantidad de consolidante, de modo que el tratamiento con acetona eliminara parte del producto.

Figura 3.16.

CAPÍTULO 4

Especies fósiles: Patrones de Modelado Óseo y Vectores de Crecimiento

El material fósil analizado corresponde a las especies *Homo heidelbergensis* procedente de Atapuerca-SH (Burgos) y Arago (Tautavel, Francia), y *Homo neanderthalensis* de El Sidrón (Asturias) y Zaskalnaya VI (Crimea, Ucrania). Las réplicas de alta resolución de cada espécimen fueron analizadas con el microscopio óptico de luz incidente para identificar los campos de formación y reabsorción de hueso y su distribución. En el presente capítulo se describen en detalle los patrones de modelado óseo de cada espécimen recogidas en las láminas donde se distingue una cabecera con el dibujo del cráneo, indicando en color rojo la posición del fragmento conservado seguido de la sigla y la región mandibular conservada. Debajo de esta información se encuentran las fotografías de los especímenes originales y los mapas de modelado óseo dibujados sobre las réplicas de alta resolución (Rojo = formación y Morado = reabsorción). La descripción de los patrones de modelado óseo se realiza por regiones anatómicas: región sinfisaria, cuerpo y rama mandibular, comenzando primero por la superficie labial o bucal y después por la superficie lingual. Por último, se describe el patrón de modelado óseo común de la mandíbula de estas dos especies, la variabilidad observada dentro de cada una de las dos muestras y se infieren las direcciones de crecimiento. En las descripciones detalladas, atenderemos a las superficies de formación y reabsorción conservadas y nos referiremos a éstas como áreas conservadas o áreas en general, mientras que en el patrón de modelado óseo común se describirán como campos de formación y reabsorción. Los resultados del análisis microscópico revelaron que la muestras de *H. heidelbergensis* de Arago y de *H. neanderthalensis* de Zaskalnaya VI no conservan microestructuras superficiales relacionadas con las actividades de formación y reabsorción de hueso.

Homo heidelbergensis

1. Atapuerca-Sima de los Huesos (Burgos)

La muestra de *H. heidelbergensis* procedente de Atapuerca-SH consta de 21 fragmentos mandibulares 5 de ellos tratados con los consolidantes Primal y 16 con Paraloid. El análisis microscópico de los ejemplares tratados con Primal –AT-505, AT-605, AT-792, AT-950 y AT-1957– indica que el tratamiento de este consolidante con disolventes no es efectivo, permaneciendo en la superficie del hueso. Como resultado estos ejemplares muestran una superficie de aspecto liso, brillante y de perfil suave donde no se distinguen características relacionadas con las actividades de formación y reabsorción de hueso (Figuras 4.1a). Por el contrario, el estudio de los ejemplares consolidados con Paraloid –AT-1916, AT-2055, AT-2075, AT-2132, AT-2144/2430, AT-2193, AT-2236, AT-2237, AT-2260, AT-2354, AT-2438, AT-2901, AT-2902, AT-2910, AT-3880 y AT-3888– muestra que el consolidante es reversible con acetona, permitiendo identificar los campos de crecimiento y establecer el patrón de modelado óseo de la mandíbula de *H. heidelbergensis* (Atapuerca-SH) (Figura 4.1b). Asimismo, el análisis microscópico nos ha permitido observar que los especímenes AT-2260, AT-2354 y AT-2902 presentan la superficie completamente erosionada y con marcas de utensilios (Figura 4.2). De este modo, los patrones de modelado óseo que se describen a continuación pertenecen a los 14 especímenes que se muestran en la Tabla 4.1, donde se indica la región conservada y las láminas que muestran los patrones de modelado óseo de la muestra de *Homo heidelbergensis* de Atapuerca-SH. Durante la elaboración del patrón de modelado óseo se observaron diferencias con respecto a la edad estimada por lo que se distinguieron los PMOc correspondientes a la mandíbula de inmaduros y adultos.

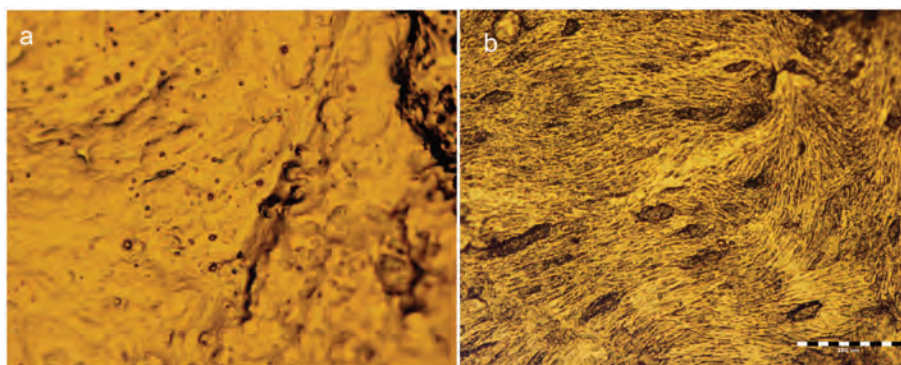


Figura 4.1. Superficies óseas de las mandíbulas de Atapuerca-SH observadas al MLI. (a) Superficie cubierta por Primal. La superficie de aspecto liso no presenta ninguna característica de modelado óseo. Tomado de AT-2236, Cuerpo externo (2,3).; (b) Superficie de formación ósea. Se observan los paquetes de fibras de colágeno y las inserciones de las fibras de Sharpey. Tomado de AT-2438, Cuerpo interno (2,5). Escala 100 μ m.

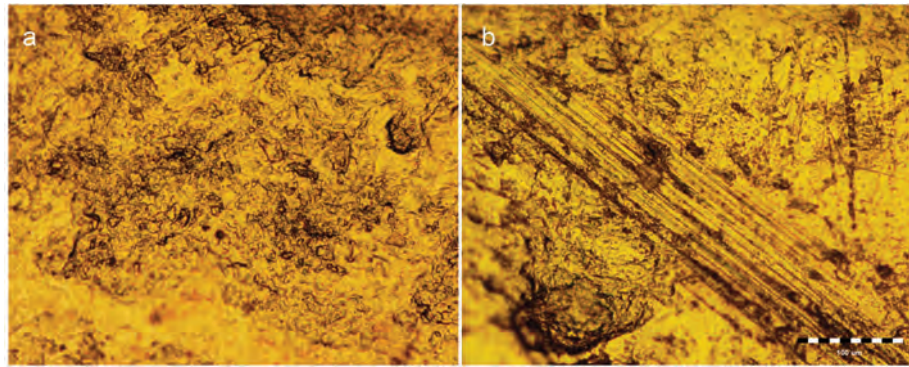


Figura 4.2. Superficies de hueso de las mandíbulas de Atapuerca-SH alteradas, observadas al MLI, en las que no se pueden identificar microcaracterísticas óseas. (a) Superficie erosionada donde se ha perdido la integridad de la capa superficial. Hay pequeñas oquedades irregulares que no corresponden a estructuras anatómicas. Tomado de AT-2438, Cuerpo externo (5,2). (b) Superficie con marcas de utensilios. Se observa en una marca en diagonal y marcas pequeñas en la esquina superior derecha. Tomado de AT-3880, Cuerpo interno (5,3). Escala 100 μ m.

Especimen	Área conservada	Edad de muerte estimada (años) ¹	Lámina
AT-1916	Fragmento de la rama izquierda		4.1
AT-1957	Fragmento de hemimandíbula derecha	Adulto: 24/30	4.2
AT-2055	Fragmento del cuerpo mandibular derecho		4.2
AT-2075	Fragmento del cóndilo derecho		4.1
AT-2132	Fragmento del espacio retromolar derecho		4.2
AT-2144/2430	Mitad de la rama mandibular izquierda		4.1
AT-2193	Hemimandíbula derecha y sínfisis	Adulto: 17/19	4.3
AT-2236	Fragmento del cuerpo mandibular derecho y el espacio retromolar		4.1
AT-2237	Fragmento del proceso coronoides derecho		4.2
AT-2438	Fragmento del cuerpo mandibular derecho y sínfisis	Inmaduro: 12,5/14,5	4.3
AT-2901	Fragmento de la parte derecha de la sínfisis		4.2
AT-2910	Fragmento del cuerpo mandibular derecho		4.4
AT-3880	Fragmento del cuerpo mandibular izquierdo y sínfisis	Inmaduro: 12,5/14,5	4.4
AT-3888	Hemimandíbula derecha y sínfisis	Inmaduro: 11/13	4.4

Tabla 4.1. Individuos de la muestra de *Homo heidelbergensis* Atapuerca-SH que conservan campos de formación y reabsorción ósea. Se detalla la región conservada y la lámina del correspondiente patrón de modelado óseo. (I) Bermúdez de Castro et al., (2004).

Región sinfisaria

Los patrones de modelado óseo que se describen a continuación corresponden a la superficie labial de AT-2438, AT-3880 y AT-3888 y a la superficie lingual de AT-1957, AT-2193, AT-2438, AT-2901, AT-3880 y AT-3888. La erosión de la superficie labial de los especímenes AT-1957, AT-2193 y AT-2901 impide la identificación de microestructuras óseas.

Patrones de Modelado Óseo

Región sinfisaria - Superficie labial: en el componente alveolar las superficies de formación de hueso sólo se aprecian en los especímenes AT-2438 y AT-3888. El espécimen AT-3888 conserva un gran área de formación que se extiende desde la línea sinfisaria hasta el nivel del incisivo lateral izquierdo, mientras que AT-2438 presenta un área situada a nivel del incisivo central derecho. El componente alveolar de los especímenes AT-2438 y AT-3888 se caracteriza por la presencia de un gran área de reabsorción que se localiza en el espécimen AT-3880 entre la línea sinfisaria y el incisivo central derecho y, en el espécimen AT-2438, por debajo del incisivo lateral derecho. En lo que respecta al componente basal, AT-3880 conserva un gran área de formación que se extiende desde el contacto con el componente alveolar hasta el borde inferior de la sínfisis y desde la línea sinfisaria hasta alcanzar el nivel del canino derecho, ocupando la región de la fosa mentoniana derecha. En el espécimen AT-3888 las áreas de formación de hueso conservadas se localizan en la región correspondiente a la fosa mentoniana izquierda y en la parte inferior de la fosa mentoniana derecha, mientras que en el espécimen AT-2438 se localiza en la fosa mentoniana derecha a nivel del incisivo central y el canino. En cuanto a las áreas de reabsorción, AT-2438 y AT-3888 presentan un área de reabsorción en la línea sinfisaria que se extiende desde la zona de contacto con el componente alveolar hasta el borde inferior de la sínfisis. En AT-2438 este área de reabsorción se extiende por la mitad derecha de la región correspondiente al triángulo mentoniano en *H. sapiens*, en la parte inferior de la fosa mentoniana derecha y a nivel del incisivo lateral derecho asciende hasta el contacto con el componente alveolar. En AT-3888 la reabsorción se localiza a nivel del canino izquierdo, en contacto con el componente alveolar, otro campo cercano al borde inferior de la sínfisis y a nivel del incisivo lateral derecho en forma de un pequeño campo a la altura del campo anterior.

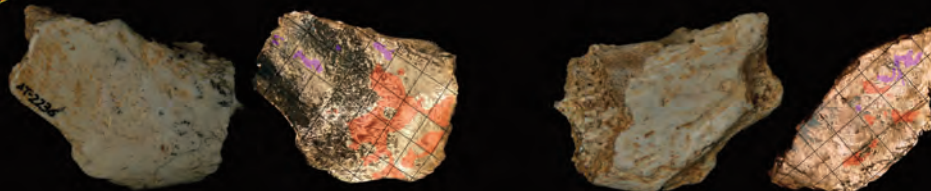
Región sinfisaria - Superficie lingual: el componente alveolar conserva, en AT-3880, un gran área de formación desde el nivel del incisivo central izquierdo hasta el incisivo lateral derecho y una pequeña área de formación a nivel del canino derecho. En el componente alveolar de AT-2438 se conserva un área que cubre su mitad inferior desde la línea sinfisaria

Lámina IV.1. *Homo heidelbergensis* Atapuerca (Burgos)



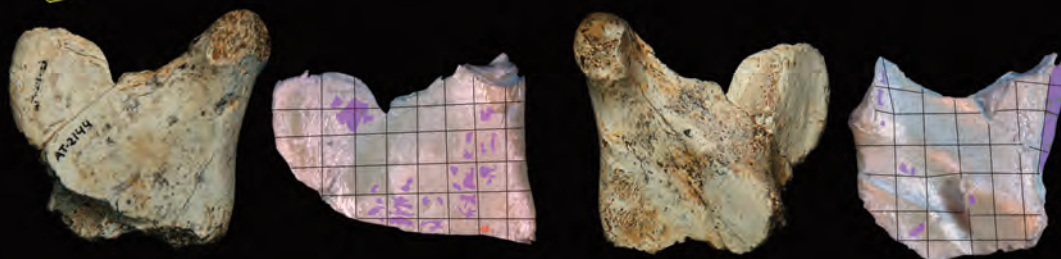
AT-2236

Fragmento del espacio retromolar derecho



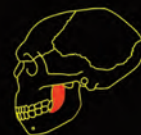
AT-2144

Fragmento de la rama izquierda



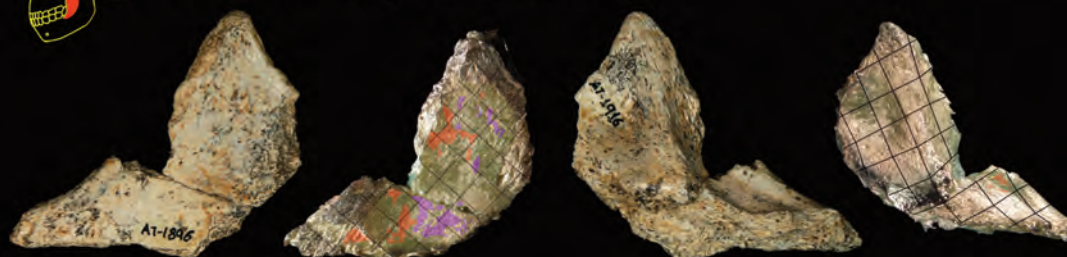
AT-2075

Fragmento del cóndilo derecho



AT-1916

Fragmento de la rama izquierda



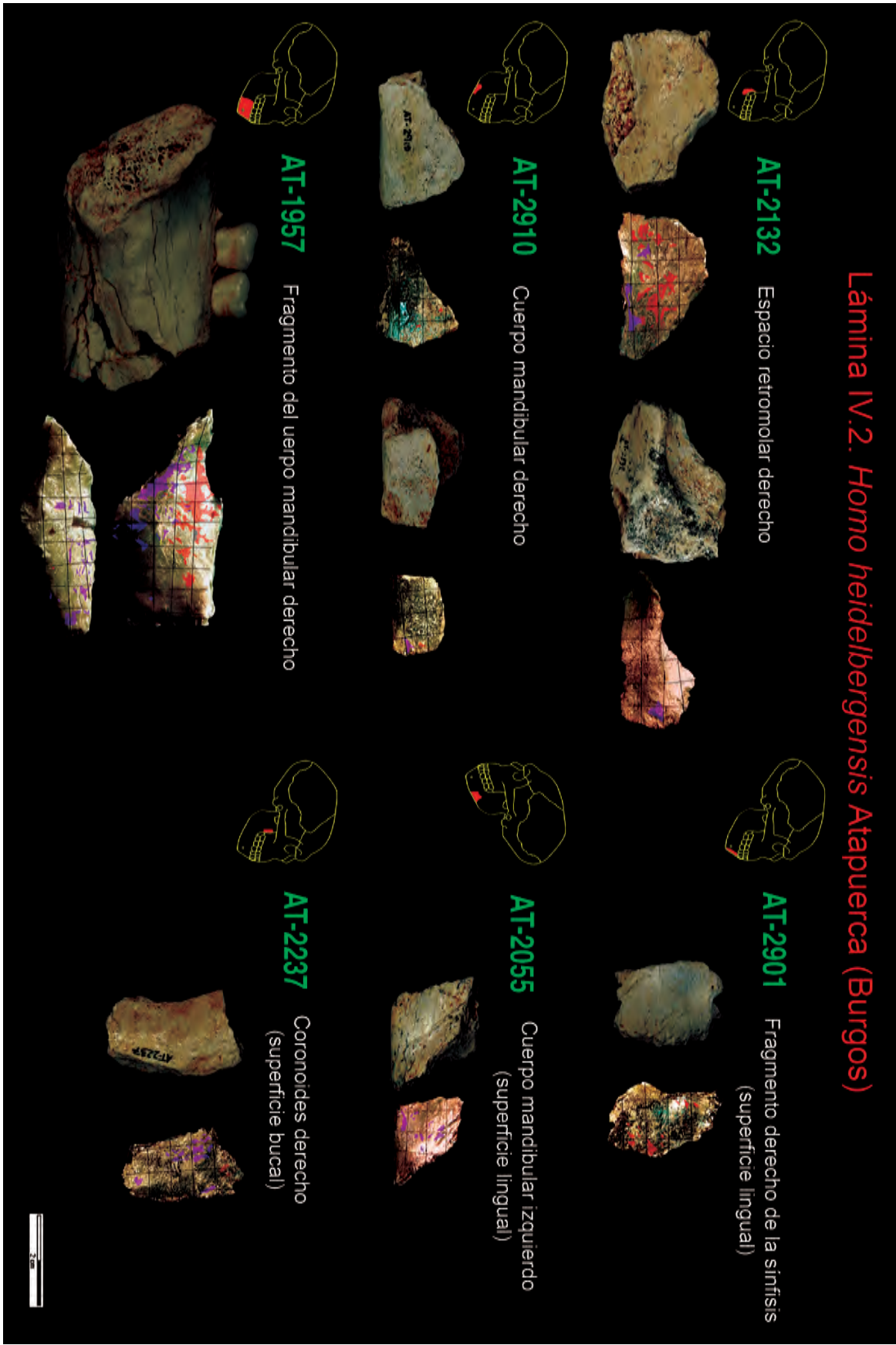
hasta el nivel del canino derecho. Por el contrario, el espécimen AT-3880 presenta tres áreas de reabsorción a nivel del incisivo central, el incisivo lateral y el canino del lado derecho. Respecto al componente basal, los especímenes AT-3880 y AT-2438 conservan superficies de formación de hueso en la región comprendida entre la zona de contacto con el componente alveolar y la parte superior de la fosa geni, y se extienden desde el incisivo central izquierdo hasta el nivel del canino derecho. En el espécimen AT-2438, las superficies de formación comprendidas entre el incisivo lateral derecho y el canino derecho descienden hasta alcanzar el borde inferior de la sínfisis. En la región comprendida entre la zona de contacto con el componente alveolar y la parte superior de la fosa geni, el espécimen AT-3888 conserva pequeñas áreas de formación a nivel del incisivo lateral izquierdo y dos áreas a nivel del canino derecho, mientras que en el espécimen AT-2901 muestra un área a nivel del incisivo central derecho. El espécimen AT-3888 muestra además dos áreas de formación por encima de la fosa geni y el espécimen AT-2901 conserva tres áreas a nivel del incisivo lateral derecho a nivel de la fosa geni. Las áreas de reabsorción conservadas en el componente basal se localizan en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel de la línea sinfisaria en los especímenes AT-1957 y AT-2193, a nivel del incisivo lateral derecho en AT-2438 y AT-3880 y a nivel del canino derecho en AT-2438 y AT-2193. El espécimen AT-2438 presenta a nivel del canino derecho áreas de reabsorción que se extienden verticalmente desde el contacto con el componente alveolar hasta el nivel de la fosa geni.

Cuerpo mandibular

Los especímenes AT-2236, AT-2438, AT-2910, AT-3880 y AT-3888 conservan áreas de modelado óseo en la superficie bucal del cuerpo, mientras que la superficie lingual está conservada en los especímenes AT-1957, AT-2055, AT-2193, AT-2236, AT-2438, AT-2910, AT-3880 y AT-3888.

Cuerpo mandibular - Superficie bucal: el componente alveolar de los ejemplares analizados no conserva áreas de modelado óseo, excepto en el espécimen AT-2236 que muestra un área de reabsorción de hueso a nivel del espacio retromolar. El componente basal conserva áreas de formación de hueso en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel del primer premolar en los especímenes AT-2438, AT-3880 y AT-3888 y del primer molar en AT-2438 y AT-3888. Asimismo, AT-2438 y AT-3880 presentan pequeñas áreas de formación a nivel del foramen mentoniano que se extienden desde el nivel del canino hasta el foramen. La región comprendida entre el foramen mentoniano y el borde inferior del cuerpo muestra áreas de formación de hueso en los especímenes AT-3880 y AT-3888, mien-

Lámina IV.2. *Homo heidelbergensis* Atapuerca (Burgos)



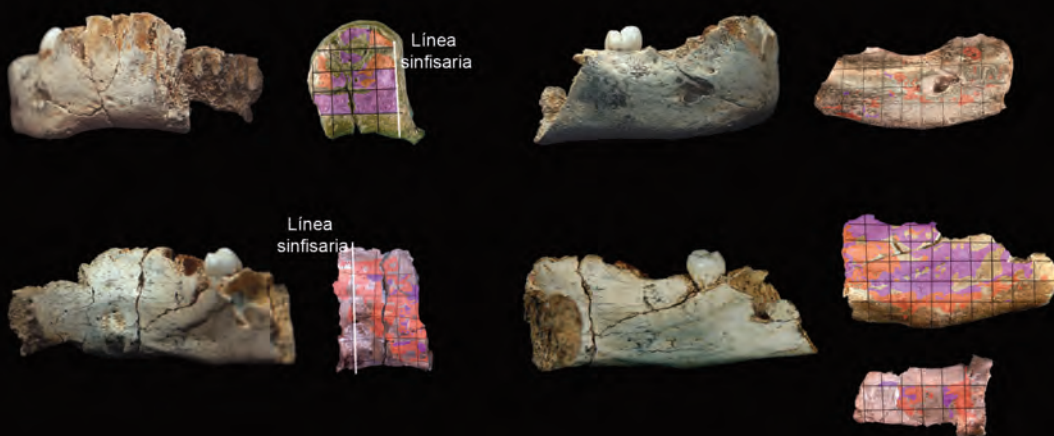
tras que en AT-2438 las superficies de deposición discurren por el borde inferior del foramen, alcanzan su parte posterior y se extienden hasta el nivel del segundo molar. La parte del cuerpo mandibular comprendida entre el foramen mentoniano y la zona de contacto con la rama del espécimen AT-2438 conservan áreas de formación a nivel del borde inferior del foramen en la vertical del segundo y tercer molar. Esta región presenta pequeñas áreas de formación en una zona próxima al borde inferior del cuerpo a nivel del tercer molar en AT-3888, un gran área de formación que ocupa todo la región de la protuberancia lateral en AT-2236 y pequeñas áreas de formación localizados en la zona de contacto con la rama mandibular en la protuberancia lateral en AT-2910. En cuanto a la reabsorción de hueso, se conservan diversas áreas en los distintos ejemplares. Existen áreas en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel del primer premolar de los especímenes AT-3880 y AT-3888. Asimismo, el espécimen AT-3888 presenta un área a la altura del foramen mentoniano a nivel del canino y otro área a nivel del primer premolar, así como áreas de reabsorción en la región correspondiente a los tubérculos marginales anteriores. En AT-3880 se observa un área de reabsorción a nivel del primer premolar junto al tubérculo marginal anterior. La región posterior del foramen mentoniano presenta un área de reabsorción y otro área a nivel del segundo molar en AT-3888. El espécimen AT-2438 conserva un pequeño área de reabsorción en la vertical del segundo molar a nivel del borde superior e inferior del foramen mentoniano, un área próximo al borde inferior del cuerpo a nivel del espacio retromolar y un pequeño área en la zona de contacto con la rama a nivel del borde inferior del foramen mentoniano.

Cuerpo mandibular - Superficie lingual: el componente alveolar conserva áreas de formación de hueso a nivel del canino derecho en los especímenes AT-3880 y AT-2438, del primer premolar derecho en AT-1957, AT-3880 y AT-3888, del primer premolar izquierdo en AT-2438 y a nivel del segundo premolar derecho en AT-1957, AT-2438 y AT-3880. La reabsorción en el componente alveolar se conserva como un gran área continua que abarca la superficie situada por debajo del primer premolar de los especímenes AT-2438 y AT-3888, del segundo premolar de AT-2438 y del primer molar de AT-3888. El componente basal conserva un gran área de formación en AT-3880, que se extiende por la fosa sublingual desde el nivel del canino hasta el primer molar. El espécimen AT-2438 muestra un gran área de formación en los cuerpos izquierdo y derecho que se extiende verticalmente a nivel del canino desde la zona de contacto con el componente alveolar hasta una zona paralela al borde inferior del cuerpo. En el cuerpo mandibular izquierdo, este área se extiende hasta alcanzar el nivel del primer premolar (desde el contacto con el compo-

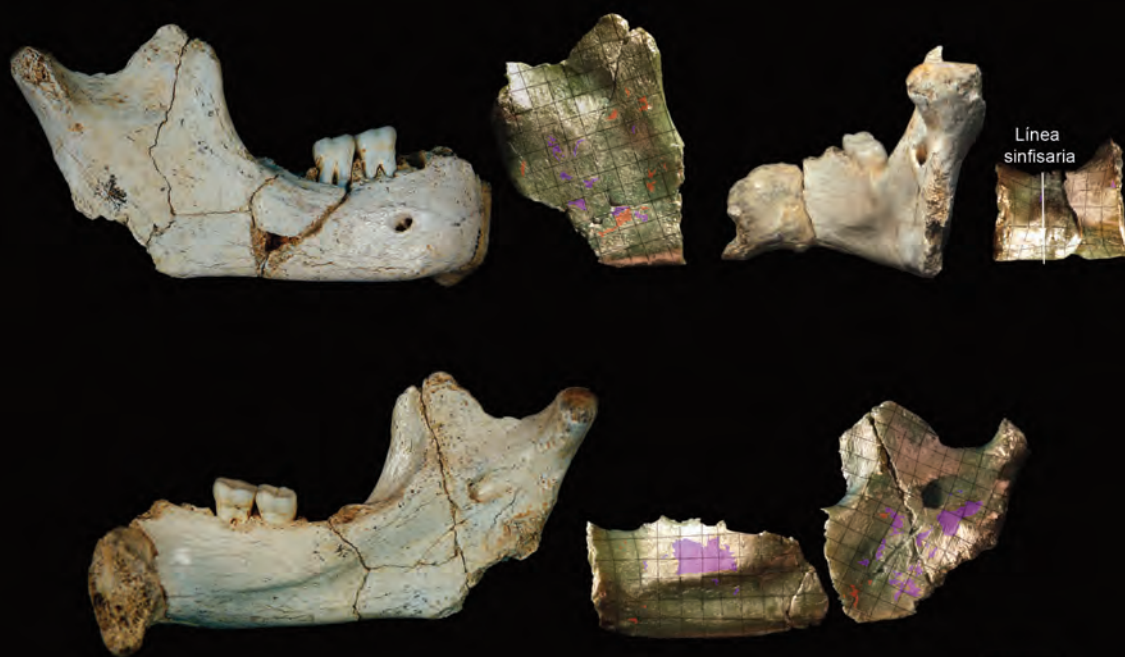
Lámina IV.3. *Homo heidelbergensis* Atapuerca (Burgos)



AT-2438 Fragmento de la sínfisis y cuerpo mandibular derecho



AT-2193 Hemimandíbula derecha



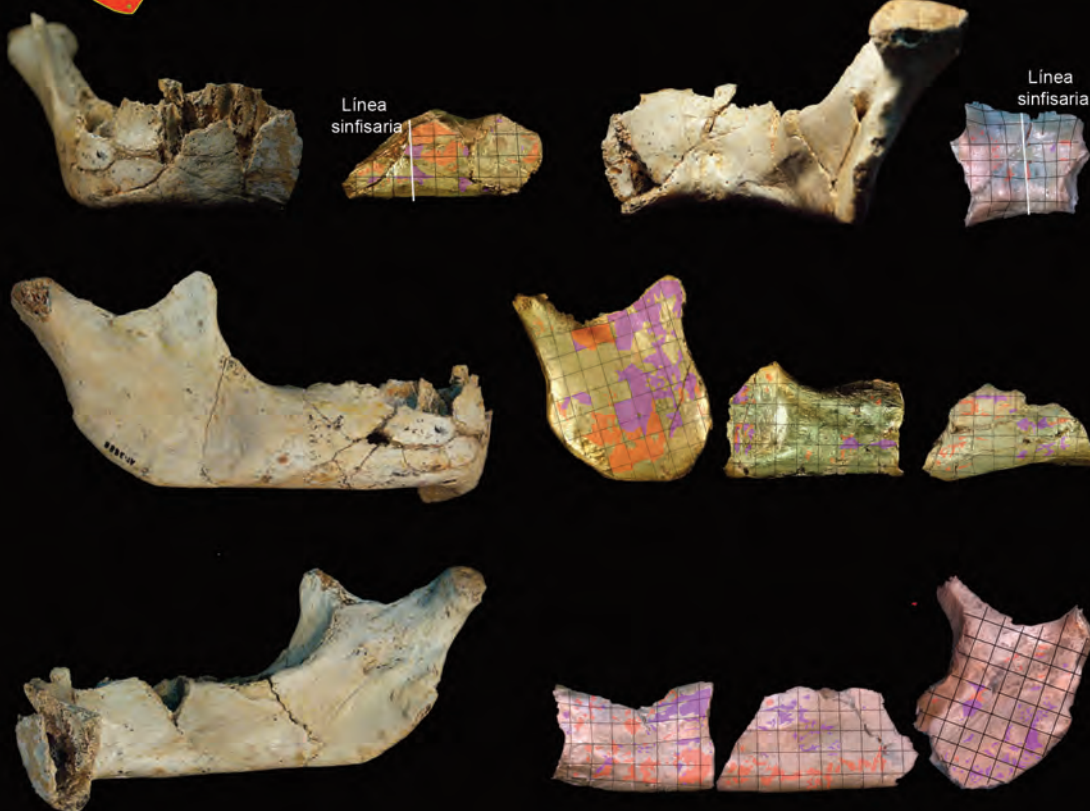
nente alveolar hasta la línea milohioidea). El espécimen AT-1957 conserva áreas de formación en la zona de contacto con el componente alveolar distribuidas desde el nivel del primer premolar hasta el nivel del segundo molar. El espécimen AT-3888 presenta pequeñas áreas de formación en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel del primer premolar desde donde se extienden verticalmente hasta la línea milohioidea, así como un área en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel del segundo premolar. El espécimen AT-2193 conserva un pequeño área de formación próximo al borde inferior del cuerpo a nivel del canino derecho. La fosa submandibular presenta áreas de formación de hueso en su parte anterior en contacto con la línea milohioidea a nivel del primer premolar de los especímenes AT-3880, AT-2438 y AT-3888, que en el caso de AT-2438 y AT-3888 se extienden por una zona paralela al borde inferior del cuerpo hasta alcanzar la zona de contacto con la rama. En la región posterior del cuerpo mandibular, el espécimen AT-2910 conserva un pequeño área de formación en la zona de contacto con la rama próximo al borde inferior, mientras que en AT-2236 presenta un área próxima al espacio retromolar, otra situada entre este punto y el surco milohioideo y pequeñas áreas a lo largo del surco milohioideo desde el contacto con la rama hasta alcanzar el nivel del tercer molar. En cuanto a las áreas de reabsorción, el cuerpo mandibular derecho del espécimen AT-2438 conserva un gran área que se extiende por la fosa sublingual y submandibular desde el nivel del primer premolar hasta el contacto con la rama, en una región que comprende desde el contacto con el componente alveolar hasta el área de formación que discurre paralelo al borde inferior del cuerpo. La fosa sublingual presenta áreas de reabsorción en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel del canino en los especímenes AT-1957, AT-3880, AT-2438 (lado derecho) y AT-3888 y del primer premolar en AT-1957 y AT-3880. Los especímenes AT-2193 y AT-3888 conservan un gran área de reabsorción en la fosa sublingual, desde la zona de contacto con el componente alveolar hasta la línea milohioidea a nivel del primer y segundo molar, mientras que AT-2438 (lado izquierdo) y AT-3880 conservan un área a nivel del primer molar que se extiende desde una región próxima al componente alveolar hasta la línea milohioidea. La fosa sublingual presenta un área de reabsorción en su parte anterior en contacto con la línea milohioidea a nivel del primer molar en los especímenes AT-1957, AT-3880 y AT-3888, que en el caso de AT-3888 se extiende hasta el nivel del segundo molar. Las áreas de modelado óseo de la parte posterior del cuerpo mandibular se conservan en los especímenes AT-2910, AT-2236, AT-2132 y AT-2055. El espécimen AT-2236 muestra áreas de reabsorción por debajo del espacio retromolar, el espécimen AT-2132 presenta un área en la parte posterior

Lámina IV.4. *Homo heidelbergensis* Atapuerca (Burgos)



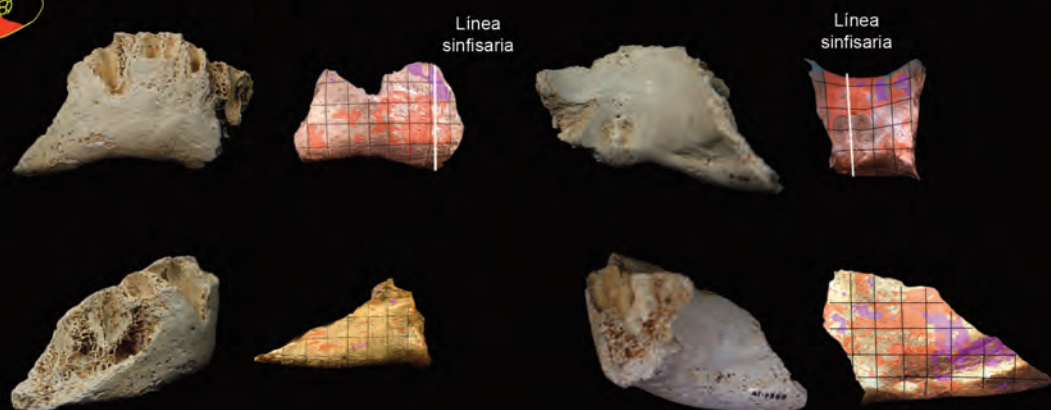
AT-3888

Hemimandíbula derecha



AT-3880

Fragmento de la sínfisis y cuerpo mandibular izquierdo



del espacio retromolar; en la zona de contacto con la rama mandibular del espécimen AT-2055, se observan pequeñas áreas de reabsorción por debajo del extremo final del surco milohioideo próximo al borde inferior; y en el espécimen AT-2910 se conserva un área de reabsorción de pequeño tamaño próximo al borde inferior del cuerpo, por debajo del campo de formación.

Rama mandibular

Los especímenes AT-2193 y AT-3888 conservan la rama mandibular completa, mientras que los especímenes AT-1916, AT-2075, AT-2237 y AT-2430/2144 son fragmentos de distintas regiones de la rama.

Rama mandibular - Superficie bucal: el espécimen AT-3888 conserva áreas de reabsorción en el ápice de la apófisis coronoides que se extienden, en su parte anterior, por el borde anterior de la rama hasta llegar a su punto medio y, en su parte posterior, hasta alcanzar el punto medio de la escotadura mandibular, cubriendo la mitad anterior de la fosa triangular. En esta región también se observa un pequeño área de reabsorción en la región media del borde anterior de la rama de AT-1916 y AT-2237, así como un área en la parte posterior de la apófisis de AT-1916, AT-2237 y AT-2430/2144. En la parte posterior de la apófisis que contacta con la fosa triangular del ejemplar AT-3888 se observa un área de reabsorción que desciende paralelo al borde anterior de la rama hasta alcanzar el nivel del extremo inferior del borde anterior. A este nivel se observa un pequeño área en el espécimen AT-1916 y un área que se extiende hasta contactar con el borde anterior en el espécimen AT-3888. La región posterior de la rama conserva un pequeño área de reabsorción en la base del cuello del cóndilo a nivel de la cresta endocondílea en AT-2075 y AT-2430/2144 y un pequeño área en contacto con el borde posterior de la rama en AT-2075. En el espécimen AT-2430/2144 se conservan áreas de reabsorción que se extienden diagonalmente desde la base del cuello del cóndilo hasta la parte superior de la fosa masetérica (región que corresponde a la cresta ectocondílea), desde donde contacta con los campos de reabsorción de la parte posterior de la apófisis coronoides, como se observa en los especímenes AT-2430/2144 y AT-3888. Paralelo al borde posterior de la rama y a nivel de la parte anterior del cuello del cóndilo se observan áreas de reabsorción que se extienden verticalmente desde la parte superior hasta la parte inferior de la fosa masetérica en el espécimen AT-2193. En AT-2193 y AT-3888, esta fosa presenta áreas de reabsorción en su parte inferior, que en el espécimen AT-3888 se extienden cubriendo la mitad anterior de la fosa desde donde contactan con las áreas de reabsorción de la parte inferior y posterior de la apófisis coronoides y con las áreas de la

parte superior de la zona de contacto rama-cuerpo. Las áreas de formación conservadas, presentan menor extensión que las áreas de reabsorción. El ápice de la apófisis coronoides de los especímenes AT-2237 y AT-1916 conserva un pequeño área de formación en una zona situada por encima de la región media del borde anterior de la rama. En los especímenes AT-1916 y AT-2193 se conserva un área de formación en el punto medio del borde anterior de la rama, que se prolonga posteriormente hasta alcanzar el nivel del ápice de la apófisis. La mitad posterior de la fosa triangular del espécimen AT-3888 conserva un gran área de formación que se extiende hasta la parte anterior del cuello del cóndilo. La base del cuello del cóndilo conserva áreas de formación en AT-2075 y AT-3888. Los especímenes AT-2193, AT-2430/2144 y AT-3888 conservan un pequeño campo a nivel del extremo inferior del borde anterior de la rama. La región del gonion del espécimen AT-3888 conserva un gran área de formación que se extiende por toda su superficie bordeando la parte inferior de la fosa masetérica hasta alcanzar el nivel de la parte anterior de la fosa triangular, mientras que AT-2193 conserva un pequeño área alargado en la parte inferior de la fosa masetérica. La zona de contacto con el cuerpo conserva áreas de formación en la zona de la cresta marginal anterior en AT-1916 o por debajo de esta zona en AT-2193.

Rama mandibular - Superficie lingual: la superficie lingual se caracteriza por la presencia de superficies de reabsorción ósea. El espécimen AT-2430/2144 conserva un área de reabsorción en el espacio comprendido entre el borde anterior de la rama y la cresta endocoronoidea y se extiende desde la punta de la apófisis hasta el extremo inferior. En la base del cuello del cóndilo se observan pequeñas áreas de reabsorción que rodean a modo de collar desde su borde anterior hasta la cresta endocondílea del espécimen AT-2430/2144. En este punto los especímenes AT-2075 y AT-3888 conservan un pequeño área de reabsorción. En AT-2075 se conserva un área alargada en contacto con el borde posterior de la rama. El canal del foramen mandibular muestra un pequeño área de reabsorción a nivel del borde anterior del cóndilo en AT-2193 y AT-2430/2144. La región posterior del foramen mandibular conserva un gran área de reabsorción en una región comprendida entre el borde superior e inferior del foramen y se extiende posteriormente hasta alcanzar el nivel del punto medio de la base del cóndilo en el espécimen AT-2193, o bien como ocurre en AT-2430/2144 presenta un área en la parte posterior del foramen mandibular a nivel de su borde inferior. A nivel del foramen mandibular y próximos al surco milohioideo se observan áreas de reabsorción que se extienden desde el contacto con el campo posterior al foramen hasta el extremo final del surco milohioideo de AT-2193. En el

caso del espécimen AT-3888 se conservan pequeñas áreas de reabsorción próximas al borde posterior de la rama y localizadas a nivel de su punto medio. Desde este punto las áreas conservadas descienden paralelamente al surco milohioideo hasta alcanzar el borde inferior de la rama a nivel del foramen mandibular, de modo que la superficie del gonion comprendida entre esta línea y el borde posterior de la rama está cubierta por áreas de reabsorción. El espécimen AT-2193 presenta áreas de reabsorción en el margen superior del surco milohioideo que se extienden de forma paralela al surco milohioideo, desde el nivel del extremo inferior del borde anterior de la rama hasta el extremo final del surco milohioideo. En esta misma región, AT-3888 conserva un área de reabsorción a nivel del extremo inferior del borde anterior de la rama. La región de la línula del foramen mandibular muestra un área en su parte inferior en AT-3888 y un área en la parte media de la línula en AT-2430/2144. En cuanto a las áreas de formación, AT-1916 conserva áreas localizadas en la parte posterior del espacio retro-molar. El espécimen AT-3888 conserva áreas de formación en el canal del foramen mandibular que se extienden desde la parte superior del foramen hasta la base del cuello del cóndilo. Próximo al surco milohioideo y a nivel del punto medio del borde posterior de la rama existe un área de formación en los especímenes AT-2193 y AT-3888. En la zona de contacto con el cuerpo se conservan áreas de formación de pequeño tamaño, una próxima al borde inferior de la rama en AT-3888 y otro a nivel del extremo final del surco milohioideo en AT-2193 y AT-3888.

Descripción de los patrones de modelado óseo común

El patrón de modelado óseo común de la mandíbula de *Homo heidelbergensis* se muestra en la Figura 4.3 y Figura 4.4. La descripción detallada de los patrones individuales se ha realizado en conjunto, sin separar la muestra en dos grupos de edad. Sin embargo, durante la elaboración de los PMOc hemos observado ciertas diferencias relacionadas con la edad por lo que describimos en primer lugar el PMOc de los especímenes inmaduros y después el de los especímenes adultos. En los especímenes inmaduros, la superficie labial de la región sínfisaria se caracteriza por los campos de formación de hueso en el componente alveolar y en la parte superior del componente basal, quedando los campos de reabsorción ósea restringidos a la mitad inferior del componente basal. En la superficie lingual, la sínfisis muestra campos de formación ósea en el componente alveolar y basal. El cuerpo mandibular presenta la superficie bucal completamente cubierta por campos de formación, mientras que la superficie lingual muestra un patrón más complicado, con un campo de formación que se extiende desde la sínfisis por la parte anterior de la fosa

Patrones de Modelado Óseo Común y Variabilidad

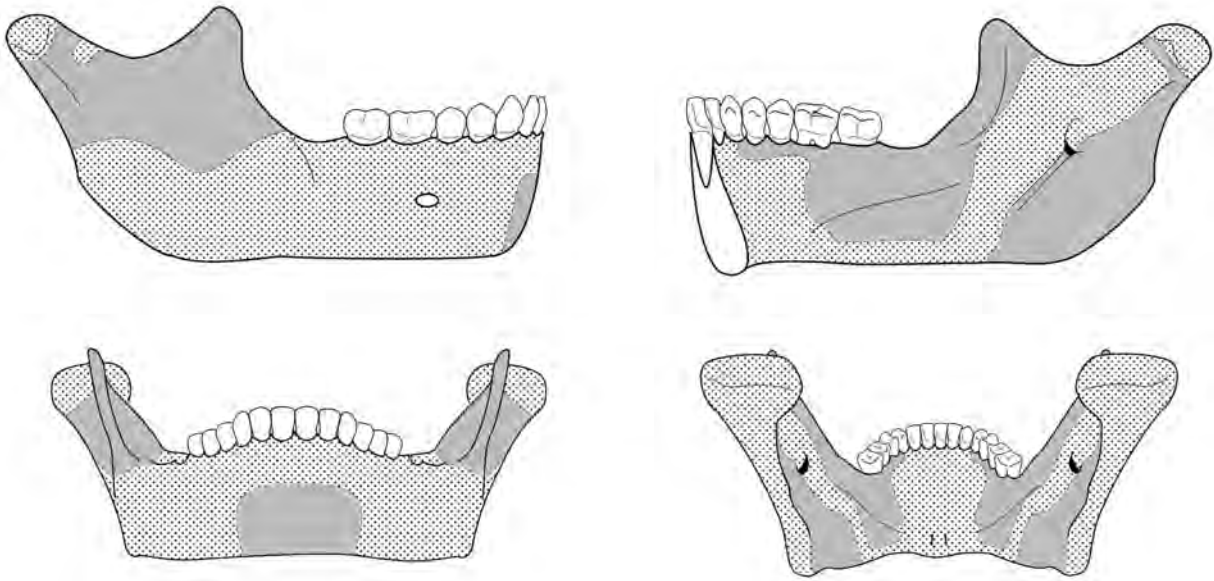
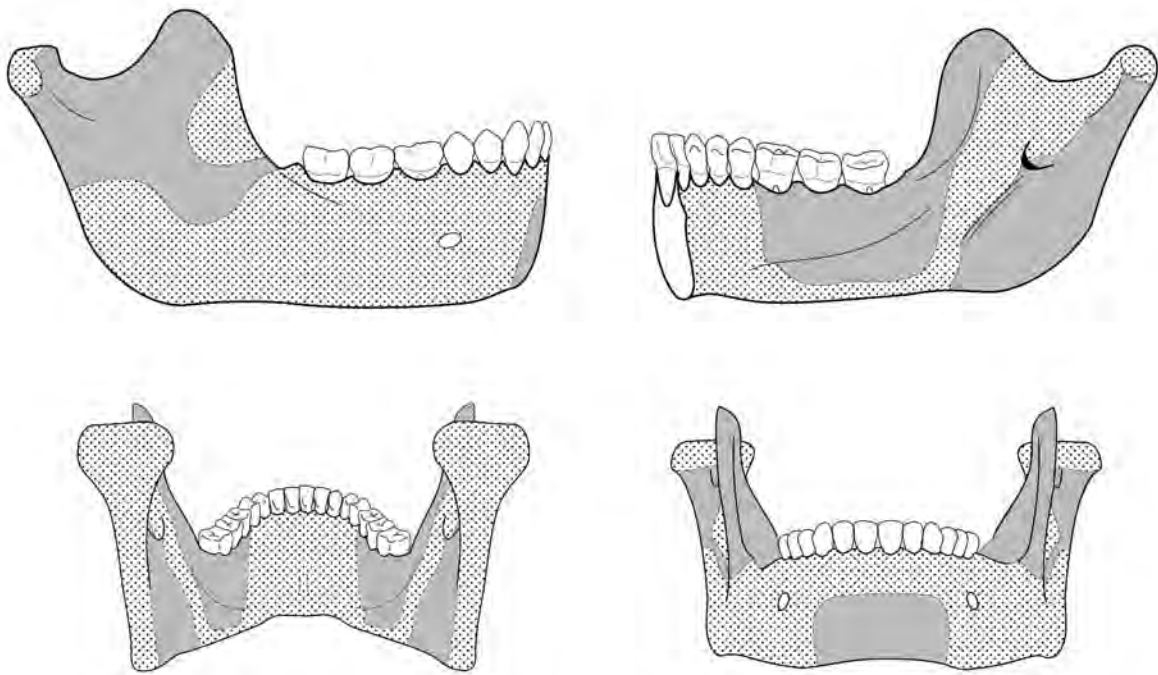


Figura 4.3. Patrón de modelado óseo común de la mandíbula de los especímenes inmaduros de Ata-puerca-SH. Gris: reabsorción ósea; Punteado: formación ósea.

submandibular y por el borde inferior del cuerpo hasta la rama y varios campos de reabsorción cubriendo la superficie del componente alveolar, desde el canino hasta la rama, de la fosa submandibular y de la parte superior de la fosa sublingual, desde el primer premolar hasta la rama. En la rama mandibular, la superficie bucal presenta un gran campo de formación en su mitad inferior desde el extremo inferior del borde anterior hasta el punto medio del borde posterior y un campo en el cuello del cóndilo. Asimismo, se observa un gran campo de reabsorción que se extiende por la apófisis coronoides, la fosa triangular, la fosa masetérica y la mitad superior del borde posterior de la rama. La superficie lingual muestra un campo de formación de hueso que se extiende diagonalmente desde el cóndilo hasta el borde inferior de la rama en contacto con el cuerpo, ocupando la parte superior del foramen mandibular y el toro triangular. En cuanto a la reabsorción de hueso, aparecen dos campos, uno localizado en la región anterior, que ocupa la apófisis coronoides y el área comprendida entre el borde anterior de la rama y la cresta endo-coronoidea, y otro en la parte posterior, que ocupa desde la mitad inferior del cuello del cóndilo hasta el borde inferior de la rama.

En cuanto a los especímenes adultos, el patrón de modelado óseo común (Figura 4.4) muestra en la región sinfisaria una distribución de los campos de crecimiento similar a la observada en los especímenes inmaduros, es decir, formación en el componente alveolar y la parte superior del componente basal y reabsorción en la superficie del componente basal, mientras que la superficie lingual presenta formación ósea. En el cuerpo



mandibular, la superficie bucal está completamente cubierta por campos de formación. La superficie lingual muestra un campo de formación que se extiende por la región comprendida entre el canino y el primer molar, desde el componente alveolar hasta el borde inferior desde donde se extiende hasta la rama. Asimismo, se observa un campo de reabsorción que ocupa el área de la fosa sublingual y submandibular situada por debajo de los molares y que alcanza el espacio retromolar. La rama mandibular presenta un campo de formación de hueso en la superficie bucal que se extiende por la mitad inferior de la rama, es decir, desde el cuerpo mandibular por la zona de contacto cuerpo-rama hasta el gonion y la mitad inferior del borde posterior de la rama. También se observa un campo de formación en la parte media del borde anterior de la rama. En cuanto a la actividad de reabsorción de hueso, la superficie bucal presenta un campo en la mitad superior de la rama que comprende la apófisis coronoides, la fosa masetérica, la fosa triangular, el cóndilo y la mitad superior del borde posterior. La superficie lingual de la rama en los individuos adultos muestra el mismo patrón de modelado óseo que el descrito en los individuos inmaduros.

Figura 4.4. Patrón de modelado óseo común de la mandíbula de los especímenes adultos de Atapuerca-SH. Gris: reabsorción ósea; Punteado: formación ósea.

Inmaduros vs. Adultos

La región sinfisaria de los especímenes inmaduros y adultos muestra un patrón de modelado óseo similar caracterizado en la superficie labial por un campo de formación ósea en la parte superior de la sínfisis y reabsorción en la parte inferior, mientras que la superficie lingual presenta campos de formación de hueso por toda la superficie.

El cuerpo mandibular de los especímenes inmaduros y adultos presenta el mismo patrón en la superficie bucal caracterizado por los campos de formación ósea. Sin embargo, la superficie lingual muestra una distribución similar de los campos de modelado óseo pero distinta extensión. Por un lado, los especímenes inmaduros presentan un campo de formación en el componente basal desde el nivel del canino hasta el nivel del primer premolar, mientras que en los especímenes adultos el componente alveolar y basal muestran un campo de formación desde el canino hasta el nivel del primer molar. En los dos casos el campo de formación se extiende por un área paralela al borde inferior del cuerpo hasta alcanzar la rama. Los campos de reabsorción en los especímenes inmaduros se extienden por el componente alveolar desde el nivel del canino hasta la rama y en los adultos desde el primer molar hasta la rama. En el componente basal, los especímenes inmaduros y adultos difieren en la extensión del campo de reabsorción. En los inmaduros, la reabsorción se extiende desde el primer premolar hasta la rama, mientras que en los adultos se restringe al área comprendida desde el primer molar hasta la rama.

La rama mandibular muestra un patrón similar en la superficie bucal y lingual de los especímenes inmaduros y adultos. Las diferencias entre los grupos de edad se observan en la superficie bucal y consisten en la presencia de un campo de formación ósea en la mitad anterior del cuello del cóndilo en los individuos inmaduros, mientras que los individuos adultos muestran reabsorción en esta región. Asimismo, los especímenes adultos presentan un gran campo de formación en la parte anterior de la rama que ocupa todo su borde anterior y se extiende hasta el nivel de la parte posterior de la coronoides, mientras que los especímenes inmaduros presentan un pequeño campo de formación en la parte anterior de la base del cuello del cóndilo.

Variabilidad

Las mandíbulas de los especímenes individuos inmaduros y adultos de la población de *Homo heidelbergensis* de Atapuerca-SH muestra un patrón de modelado óseo común característico. Asimismo, se observa variación en la extensión de los campos de actividad celular y su distribución durante el desarrollo que destaca en la superficie bucal de la región sinfisaria y la rama mandibular y en la superficie lingual del cuerpo.

Región sinfisaria: en la superficie labial, la principal variación respecto al patrón de modelado óseo común consiste en la presencia de un campo de reabsorción próximo al componente alveolar a nivel de los incisivos central y lateral derechos de AT-2438 (Lámina 4.3). Asimismo, hay que destacar el patrón de modelado óseo inverso al PMOc del espécimen AT-3880, es decir, la presencia de reabsorción de hueso en el componente alveolar y formación en el componente basal (Lámina 4.4). En lo que

conciene a la superficie lingual, caracterizada por la formación de hueso, se observan pequeños campos de reabsorción en el componente alveolar a nivel del incisivo lateral y canino derechos del espécimen AT-3880, así como pequeños campos de reabsorción ósea en el componente basal de AT-2438, distribuidos verticalmente desde el contacto con el componente alveolar hasta el nivel de la fosa geni.

Cuerpo mandibular: en la superficie lingual, la principal diferencia es la presencia de campos de reabsorción, en un área caracterizada por los campos de deposición. Así, el espécimen AT-2236 muestra pequeños campos en el componente alveolar de la región del espacio retromolar del espécimen (Lámina 4.1), el espécimen AT-3880 presenta un campo en el componente alveolar por debajo del canino y dos campos próximos al borde inferior a nivel del primer premolar, y el espécimen AT-3888 presenta dos campos a la altura del foramen mentoniano por debajo del primer y segundo molar (Lámina 4.4). La variabilidad en la superficie lingual del cuerpo es mayor que en la superficie bucal y se observa en los especímenes AT-1957 (Lámina 4.2) y AT-3880 (Lámina 4.4). Estos dos especímenes muestran formación de hueso en la región molar de la fosa sublingual y, además, en el espécimen AT-1957 se observa un campo de reabsorción ósea en la fosa sublingual a nivel del primer y segundo premolar.

Rama mandibular: los resultados obtenidos indican que sólo existe variabilidad en la superficie bucal, donde el espécimen AT-2193 que presenta pequeños campos de reabsorción en la región del gonion (Lámina 4.3).

La interpretación de los patrones de modelado óseo común de *Homo heidelbergensis* se basa en uno de los principios básicos del crecimiento por modelado óseo que indica que las superficies de formación de hueso indican la dirección del crecimiento (Enlow, 1963; 1966a; 1982; Enlow & Harris, 1964). De este modo, inferimos los vectores de crecimiento de la mandíbula (Figura 4.5) que, en general, indican un crecimiento posterior de la región sinfisaria, un crecimiento lateral del cuerpo mandibular y lateral y medial de la rama. Las dinámicas de crecimiento de cada región mandibular, los cambios ontogenéticos y la relación con la morfología se detallan a continuación.

La región sinfisaria presenta, en los especímenes AT-3888 y AT-2438, un PMOc que indica un crecimiento anterior del componente alveolar y un crecimiento posterior del componente basal. Los campos de formación ósea que caracterizan la superficie lingual muestra un acentuado crecimiento lingual de la parte inferior de esta región mandibular, mientras que

Interpretación del PMOc: Vectores de Crecimiento

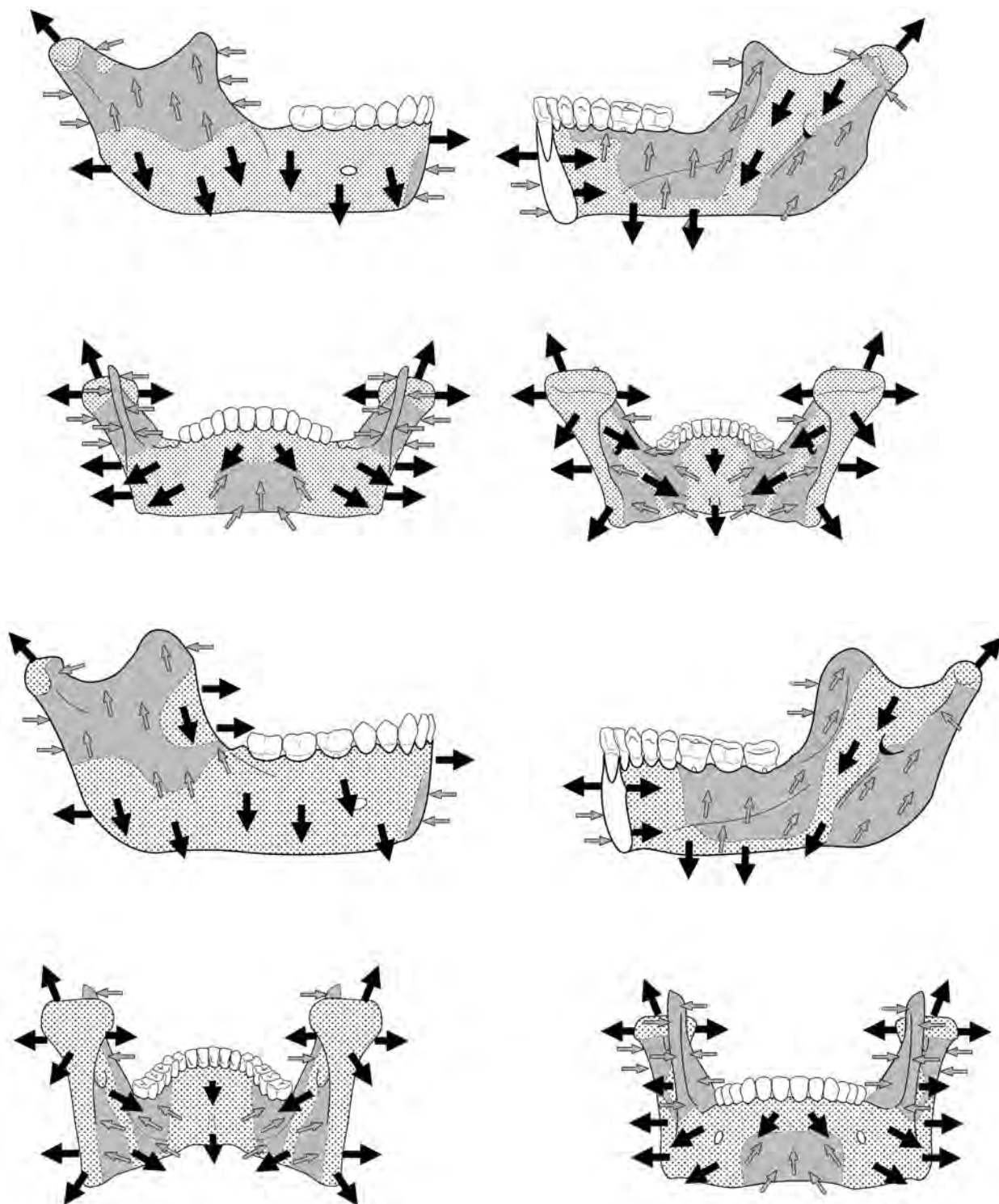


Figura 4.5. Vectores de crecimiento inferidos a partir del patrón de modelado óseo común de los especímenes inmaduros (arriba) y adultos (abajo). Las flechas indican la dirección de crecimiento del hueso (negras por formación ósea y grises por reabsorción).

el componente alveolar aumenta en grosor. Asimismo, algunos ejemplares (AT-3880) de la muestra de *H. heidelbergensis* de Atapuerca-SH presentan un segundo patrón en la superficie labial con una distribución inversa de los campos de modelado óseo, es decir, reabsorción en el componente alveolar y formación de hueso en el componente basal. Esta distribución, junto con la formación de hueso de la superficie lingual, indica un vector de crecimiento posterior del componente alveolar y un crecimiento anterior y posterior del componente basal, aumentando su anchura. La presencia de estos dos patrones de modelado óseo se corresponde con la variación morfológica observada en la región sinfisaria de la muestra de Atapuerca-SH (Rosas, 1995a; b). De este modo, se observa una relación entre el PMOc y las mandíbulas de pequeño tamaño que presentan un perfil sinfisario inclinado, mientras que el segundo patrón y sus vectores de crecimiento asociados se relacionan con las mandíbulas de mayor tamaño, con perfil sinfisario vertical y diversos caracteres morfológicos acentuados como la depresión alveolar (Rosas, 1995a; b; 1997; 2000; Rosas & Bastir, 2004; Rosas *et al.*, 2006) (Figura 4.6). Hay que destacar que este último patrón de modelado óseo es similar al observado en la región sinfisaria de la mandíbula de *Homo sapiens* (Figura 4.7), aunque la morfología de la sínfisis difiere entre ambas especies (Enlow & Harris, 1964; Enlow, 1982). Una posible explicación es la presencia de un número pequeño de cartílagos llamados *ossicula mentalia*, que osifican durante el primer año de vida postnatal, en la parte anterior de la sínfisis de *Homo sapiens* (Wallis, 1917; DuBrul & Sicher, 1954; Vlček, 1969; Goret Nicaise, 1982; Rodríguez-Vázquez *et al.*, 1997; Radlanski, 2003). Estas estructuras no se han encontrado en otras especies de primates por lo que la prominencia anterior de la sínfisis en *H. heidelbergensis* podría resultar por un aumento de la tasa de formación ósea en este área de la región sinfisaria en los especímenes de mayor tamaño. No obstante, la variabilidad del patrón de modelado óseo y de la morfología asociada podría deberse a causas funcionales (Rosas, 1995a; b; 1997; Scharwtz & Tattersal, 2000; Dobson & Trinkaus, 2002; Rosas *et al.*, 2006).

El cuerpo mandibular presenta un PMOc similar en inmaduros y adultos. La superficie bucal de este patrón se caracteriza por los campos de formación ósea que cubren toda su superficie, indicando el crecimiento lateral del cuerpo. Estos campos de formación están asociados con los tubérculos marginales anteriores, cuyo aumento de tamaño se relaciona con el incremento de tamaño del espécimen (Rosas, 1995a; b). Asimismo, la formación de hueso en el área de los tubérculos marginales anteriores junto con la reabsorción en la parte basal de la sínfisis (en los especímenes AT-2438 y AT-3888) acentúa la escotadura submentoniana.

Figura 4.6. Variabilidad intraespecífica alométrica de los especímenes de *Homo heidelbergensis* (Atapuerca-SH). La imagen de arriba representa al individuo de mayor tamaño y la de abajo al individuo de menor tamaño. Tomado de Rosas & Bastir (2004).

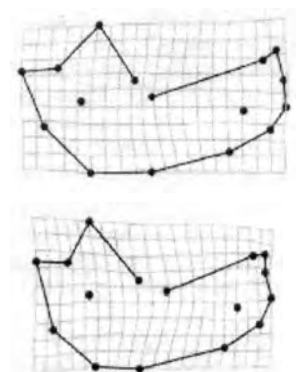
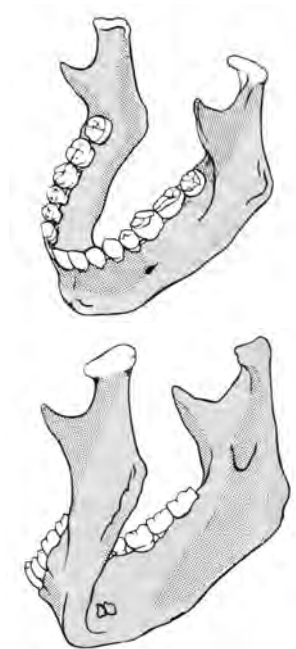


Figura 4.7. Patrón de modelado óseo común de las mandíbulas de *Homo sapiens*, según Enlow & Harris (1964).

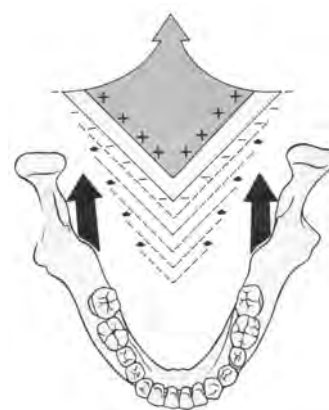


Por el contrario, la superficie lingual presenta un gran campo de reabsorción cuya extensión por el componente alveolar difiere entre los dos grupos de edad, de modo que en los inmaduros se extiende desde el canino hasta la rama y en los adultos ocupa la región molar. La mayor extensión en los especímenes inmaduros podría estar relacionada con el crecimiento del canino y de los premolares, así como con un aumento de la anchura de la región anterior de la arcada mandibular, mientras que en los adultos esta región del cuerpo aumentaría en grosor. Por su parte, la superficie lingual muestra un campo de formación ósea en la región premolar del componente basal que indica el crecimiento lingual y que, junto con la formación en la superficie bucal, refleja el incremento en anchura. Por otro lado la región molar del cuerpo, caracterizada por la formación bucal y la reabsorción lingual, presenta un vector de crecimiento lateral acentuado. En general, los vectores de crecimiento inferidos a partir del PMOc podrían estar relacionados con una serie de rasgos. De este modo, el acentuado crecimiento lateral se relacionaría con la gran anchura de la parte anterior de la mandíbula característica de *Homo heidelbergensis* y de los neandertales clásicos (Trinkaus, 1983; Stringer *et al.*, 1984; Rosas, 1995a; Scharwtz & Tattersal, 2000; Dobson & Trinkaus, 2002; Trinkaus, 2003; Rosas *et al.*, 2006). A su vez, el incremento lateral del cuerpo se relacionaría con un aumento del componente alveolar que requiere de un reajuste dental y del plano de oclusión mediante el mecanismo de deriva mesial de los dientes (Enlow, 1982). Este proceso de crecimiento podría explicar el gran diámetro mesio-distal de la dentición anterior en los homínidos europeos (Bermúdez de Castro, 1986). En la muestra de Atapuerca-SH la deriva mesial podría ser la responsable de la inclinación de las raíces de los molares. Asimismo, la apertura de la arcada mandibular y la migración anterior de la dentición, especialmente de los molares, podría ser responsable del desplazamiento posterior del foramen mentoniano (situado por debajo del primer molar) y de la formación del espacio retromolar, coincidiendo con lo propuesto por Franciscus y Trinkaus (1995).

La rama mandibular presenta una distribución similar de los campos de crecimiento en todos los especímenes de la muestra de Atapuerca-SH. El gran campo de reabsorción en la mitad superior de la superficie bucal y la formación ósea en la mitad inferior indican su crecimiento medial y lateral, respectivamente. Asimismo en los especímenes inmaduros se observa un campo de formación en la parte anterior del cuello del cóndilo que, junto con los campos de reabsorción, indican un crecimiento superior y anterior de esta región de la rama. Hay que destacar que este lado de la rama mandibular muestra diferencias en los especímenes adultos,

de modo que aparece un campo de formación de hueso en el borde anterior de la rama y desaparece el campo del cuello del cóndilo. El PMOc de la superficie lingual es idéntico en los dos grupos de edad y similar al observado en *Homo sapiens* por Enlow y Harris (1964; Enlow, 1982) (Figura 4.7). Este patrón muestra un campo de reabsorción en el borde anterior de la rama y otro en la parte posterior (desde el cuello del cóndilo hasta la región del gonion) separadas por un campo de formación. En conjunto, estos mapas indican que los ejemplares inmaduros presentan un crecimiento posterior de la rama que permite el crecimiento en longitud del cuerpo mandibular y la formación del espacio retromolar (Rosas, 2000), mientras ocurre una verticalización mediante el crecimiento medial de la mitad superior y el crecimiento lateral de la mitad inferior. Hay que destacar en la región del gonion un fuerte vector de crecimiento lateral y el crecimiento anterior del cóndilo. Los cambios en el PMOc de los especímenes adultos indican un crecimiento lateral del borde anterior de la rama y el crecimiento medial de la parte anterior del cóndilo. En general, la distribución de los campos de modelado óseo indican un crecimiento en V de modo que se produce un aumento de la arcada mandibular mientras la rama se desplaza hacia el interior de forma similar a la mandíbula de *Homo sapiens* (Figura 4.8). Este crecimiento permitiría el predominio del crecimiento horizontal, que sucede por un aumento de la longitud del cuerpo, en relación a la anchura bicondilar (Franciscus & Trinkaus, 1995).

Figura 4.8. Esquema del crecimiento en V de la mandíbula de *Homo sapiens*. El símbolo + indica formación de hueso, el símbolo – reabsorción y las flechas la dirección de crecimiento. Modificado de Enlow (1982).



2. Arago (Tautavel, Francia)

El estudio microscópico de la superficie ósea de los especímenes Arago II, Arago XIII y Arago XXI revela que la superficie presenta un aspecto liso y brillante de perfil ondulado como se observa en la Figura 4.9, Figura 4.10 y Figura 4.11. Estas características están relacionadas con el tratamiento utilizado para su conservación que consiste en la aplicación de un producto químico basado en celulosa (com. pers. M.A. de Lumley), que cubre el relieve superficial del hueso e impide observar las características relacionadas con las actividades de formación y reabsorción de hueso. El análisis permite observar también superficies de perfil irregular y fragmentado que posiblemente correspondan con áreas de la mandíbula que han sufrido erosión antes de ser consolidados los especímenes. Asimismo, se observan marcas de utensilios de metal indicado por un trazo limpio y los bordes rectos.

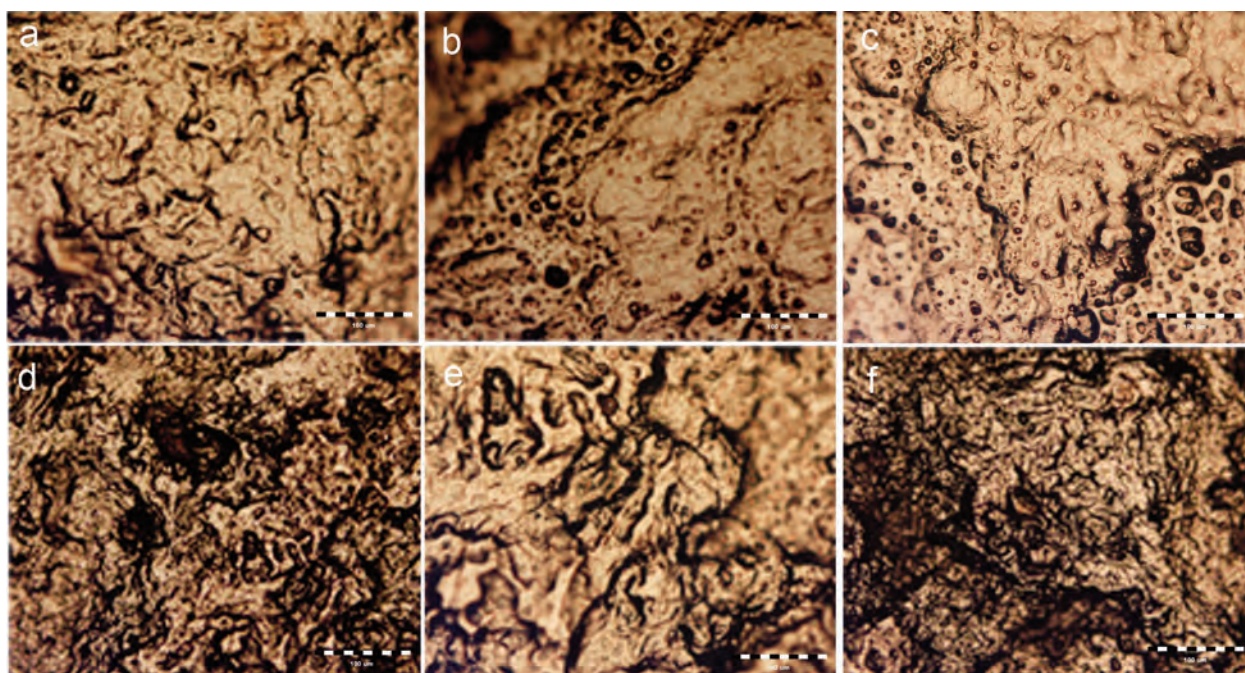


Figura 4.9. Imágenes de la superficie ósea del espécimen Arago II. (a) Cuerpo mandibular interno (6,3); (b) Cuerpo mandibular externo (5,4); (c) Cuerpo mandibular interno – región molar (3,3); (d) Región sinfisaria interna (3,2); (e) Rama derecha interna (2,3); (f) Cuerpo mandibular derecho – región molar (7,2). Fotografías tomadas con el MLI. Escala 100 µm.

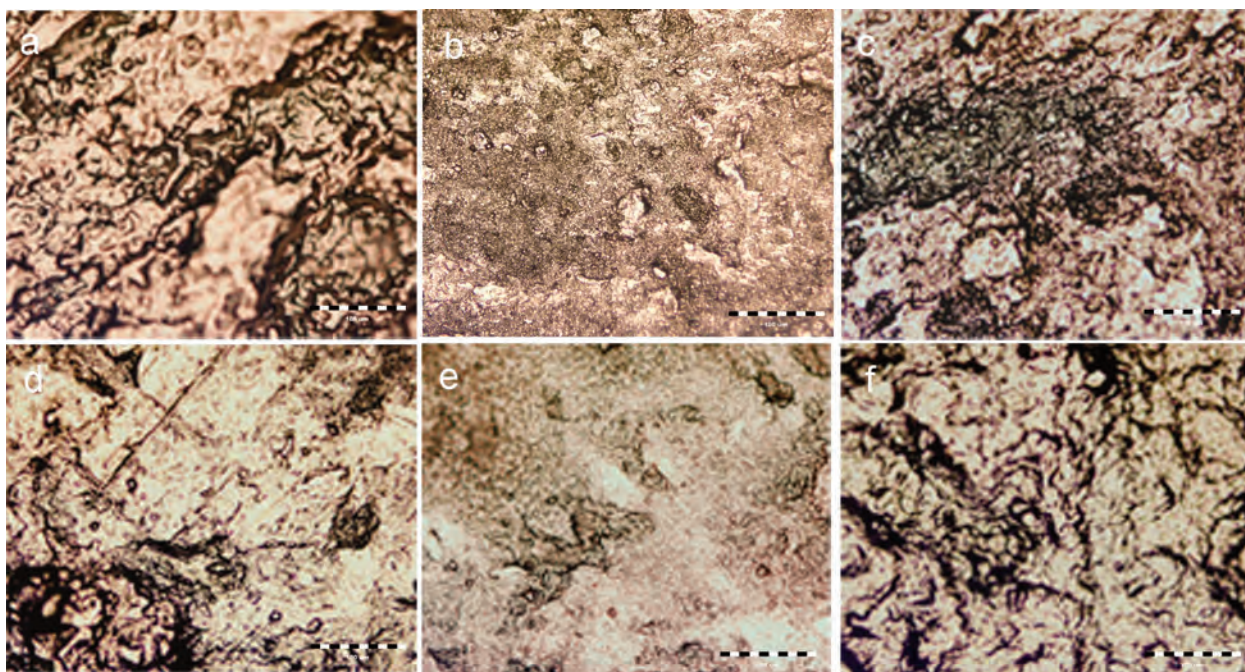


Figura 4.10. Imágenes de la superficie ósea del espécimen Arago XIII. (a) Cuerpo mandibular – región premolar (4,4); (b) ; (c) Rama derecha externa (5,6); (d) Rama derecha externa (7,7); (e) Rama interna (5,11); (f) Cuerpo mandibular – región del foramen (5,1); Fotografías tomadas con el MLI. Escala 100 µm.

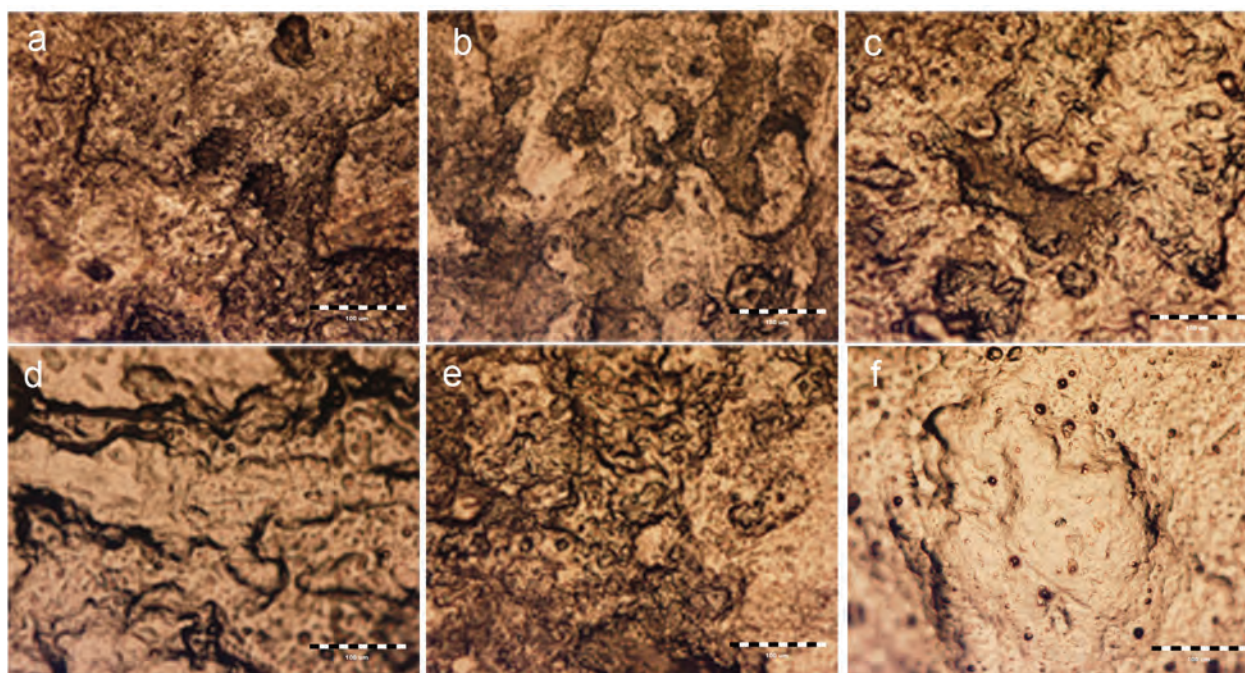


Figura 4.11. Imágenes de la superficie ósea del espécimen Arago XXI. (a) y (b) Arco superciliar (8,2); (c) Plano infraorbital (4,4); (d) Región frontal del maxilar (2,5); (e) Hueso nasal (3,3); (f) Región posterior del hueso cigomático. Fotografías tomadas con el MLI. Escala 100 µm.

Homo neanderthalensis

1. El Sidrón (Asturias)

La muestra estudiada en esta tesis está formada por 10 especímenes procedentes de las dos partes en que está consituída la colección de El Sidrón (primera parte con siglas SDR- y segunda parte con siglas SD-) y que corresponden a 2 fragmentos del frontal próximos al arco superciliar –SD-436 y SD-438– y 8 fragmentos mandibulares –Mandíbula1 (SDR-005+SDR-006), Mandíbula2 (SDR-007+SDR-008+SDR-014), SDR-009, SDR-011, Mandíbula 3 (SD-1217a+SD-1218), SD-650a, SD-30 y SD-1081. Los especímenes pertenecientes a la primera parte de la colección fueron consolidados con Primal y por esta razón tratados con acetona para su eliminación. El análisis microscópico muestra que los especímenes Mandíbula1 y Mandíbula2 presentan, como en las muestras de Atapuerca y Aragón, una superficie de aspecto liso y brillante (Figura 4.12c, d y g) debido a su irreversibilidad con el disolvente. Sin embargo, el tratamiento con acetona de los especímenes SDR-009 y SDR-011 permitió la eliminación parcial del consolidante, posiblemente porque

estos fragmentos fueron consolidados con una menor cantidad de Primal, permitiendo observar en estos dos especímenes campos de actividad celular (Lámina 4.5). Por otro lado, los fósiles de la segunda parte de la colección de El Sidrón, que no fueron consolidados, presentan una mayor cantidad de campos de modelado óseo conservados que en los de la primera parte (Figura 4.12h e i). No obstante, el estudio microscópico muestra que los ejemplares SD-1081, SD-436 y SD-438 presentan la superficie completamente erosionada (Figura 4.12a y b). Por tanto, el patrón de modelado óseo se ha elaborado a partir de los especímenes que conservan campos de actividad celular: SDR-009, SDR-011, Mandíbula 3 (SD-1217a+SD-1218), SD-650a y SD-30 que corresponden al cuerpo y a la rama mandibular (Tabla 4.2) (Lámina 4.5 y Lámina 4.6).

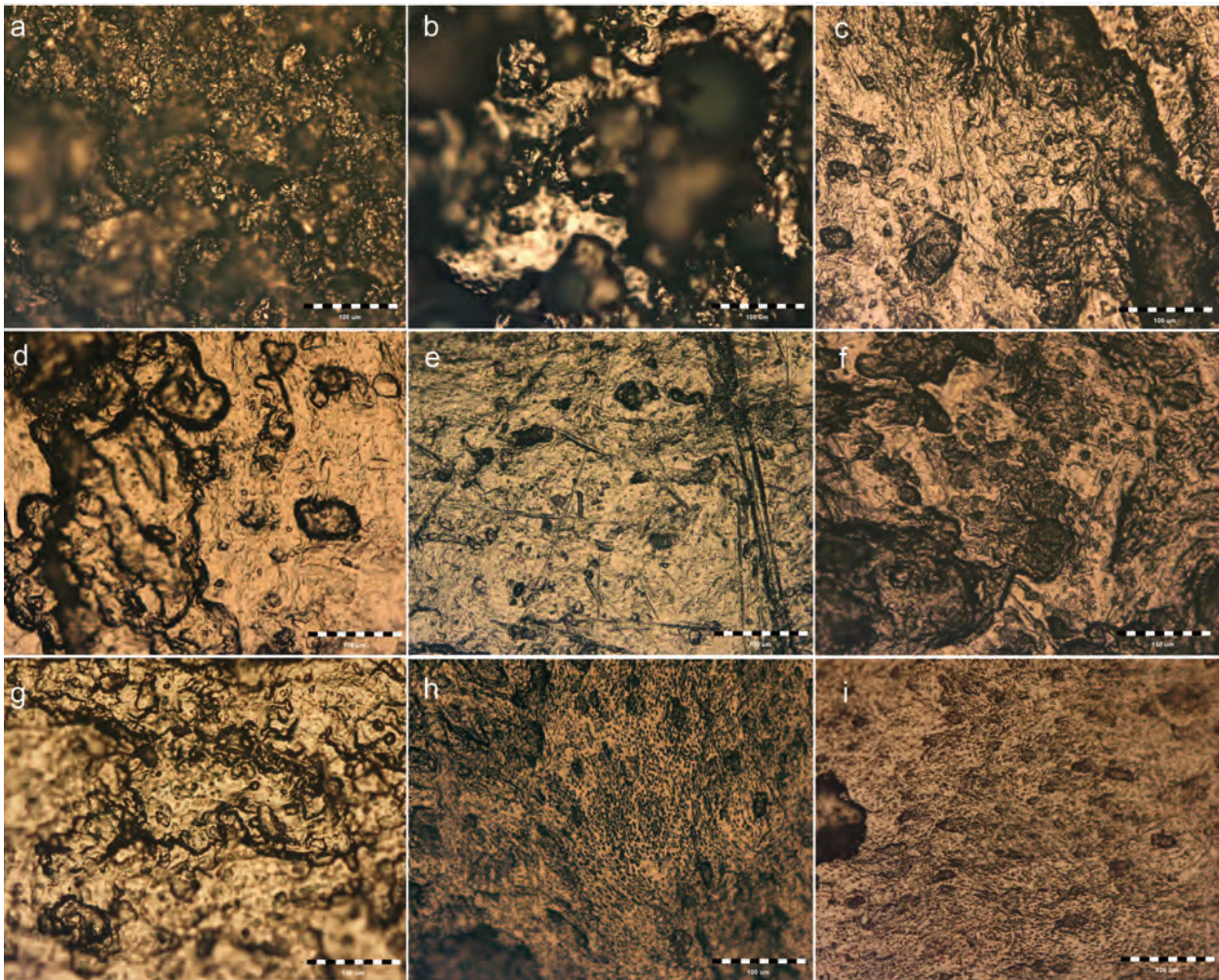


Figura 4.12. Imágenes tomadas de la muestra de *Homo neanderthalensis* de El Sidrón. La figura muestra en las imágenes a-g las superficies del hueso donde no se aprecian microestructuras relacionadas con el modelado óseo, mientras las imágenes de la Mandíbula 3 h-i presentan superficies de formación de hueso. a: Frontal 438 (3,1); b: Frontal 436 (4,2); c: Mandíbula 1, cuerpo externo izquierdo (4,3); d: Mandíbula 1, rama interna izquierda (2,8); e: Mandíbula 1, cuerpo interno izquierdo (7,3); f: Mandíbula 1, rama interna izquierda (2,8); g: Mandíbula 2, cuerpo interno (3,3); h: Mandíbula 3, rama externa (6,8); i: Mandíbula 3, rama externa (5,7). Escala 100 µm.

Especimen	Área conservada	Lámina
SDR-009	Fragmento de la apófisis coronoide izquierda	4.5
SDR-011	Fragmento del gonion	4.5
Mandíbula 3 (SD-1217a+SD-1218)	Hemimandíbula izquierda	4.6
SD-650a	Fragmento de rama mandibular (región del gonion izquierdo)	4.5
SD-30	Fragmento de rama (cóndilo derecho)	4.5

Tabla 4.2. Individuos de la muestra de *Homo neanderthalensis* de El Sidrón que conservan campos de formación y reabsorción ósea. Se detalla la región conservada y la lámina del correspondiente patrón de modelado óseo.

Los especímenes de los que se ha podido analizar el patrón de modelado óseo pertenecen al cuerpo (Mandíbula 3) y a la rama mandibular (SDR-009, SDR-011, SD-1217a+SD-1218, SD-650a y SD-30) (Tabla 4.2). Todos los individuos presentan la superficie de la región sinfisaria erosionada por lo que no se han podido identificar microestructuras relacionadas con la formación y reabsorción ósea.

Patrón de Modelado Óseo

Cuerpo mandibular

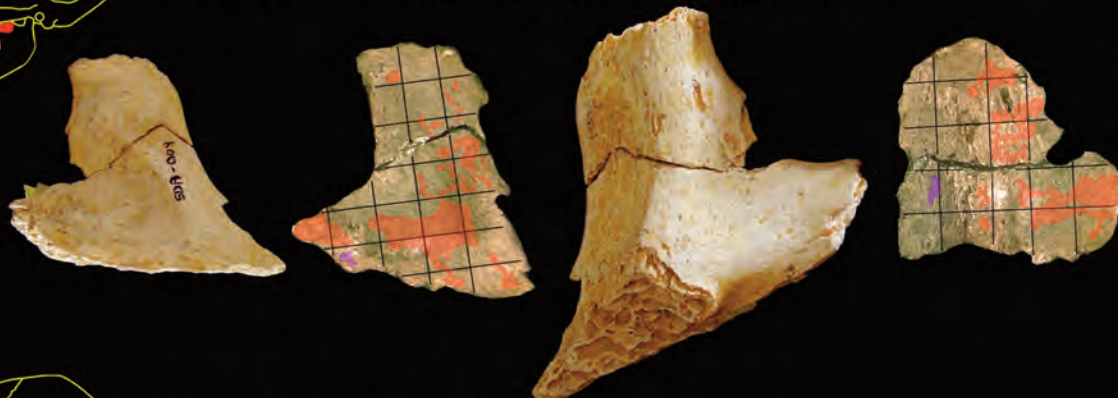
El patrón de modelado óseo de esta región se ha analizado en la Mandíbula 3 (Lámina 4.6), formada por SD-1217a y SD-1218. El primero corresponde a un fragmento que abarca desde el segundo premolar hasta el nivel del primer molar inclusive y que presenta dos forámenes mentonianos (el primero de mayor tamaño que el segundo), mientras que SD-1218 corresponde a un fragmento de la rama mandibular y parte del cuerpo que incluye el segundo y tercer molar. Los dos fragmentos se unen dando lugar a la hemimandíbula izquierda de un individuo adulto de sexo femenino.

Cuerpo mandibular - Superficie bucal: la región analizada se limita al componente basal del cuerpo ya que la superficie ósea en el componente alveolar es muy frágil y podría fracturarse durante la elaboración de la réplica. El componente basal presenta áreas de formación en la proximidad al componente alveolar, extendiéndose desde el nivel del primer premolar hasta el nivel del tercer molar. En la parte anterior del cuerpo mandibular se conservan áreas de formación localizadas bajo el foramen mentoniano que se extienden desde el nivel del primer premolar (parte anterior e inferior del fragmento) hasta la parte anterior del foramen mentoniano de mayor tamaño. Desde este punto, las áreas de deposición cubren la parte superior e inferior del foramen. Las áreas conservadas en la parte superior se extienden hacia arriba hasta contactar con los campos

Lámina IV.5. *Homo neanderthalensis* El Sidrón (Asturias)



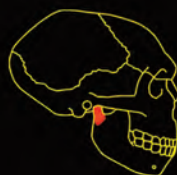
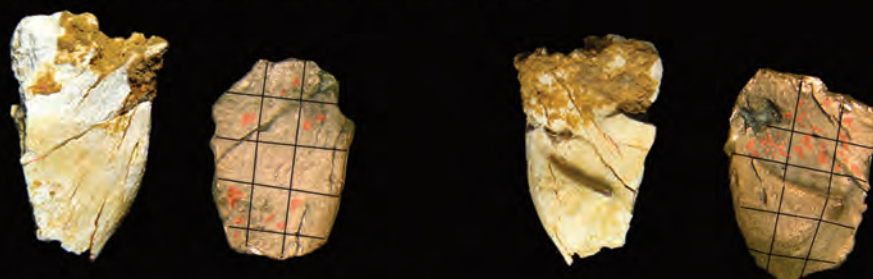
SDR-009 Fragmento de la apófisis coronoides derecha



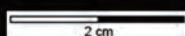
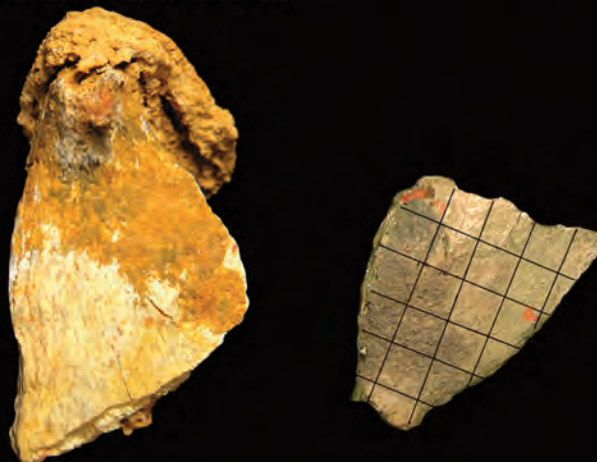
SDR-011 Fragmento del gonion



SD-650a Fragmento del gonion izquierdo



SD-30 Fragmento del cóndilo derecho



de formación observados en la zona de contacto con el componente alveolar. Desde esta región las superficies de deposición se distribuyen hacia la parte posterior del cuerpo donde a nivel de segundo molar y del tercer molar amplían su distribución hacia la parte inferior, alcanzando una zona a nivel del borde inferior del foramen mentoniano de mayor tamaño. Las áreas conservadas de reabsorción ósea se localizan en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel del primer y segundo premolar, a nivel del primer molar, entre el primer foramen mentoniano y el primer molar y en la línea oblícu a nivel del tercer molar.

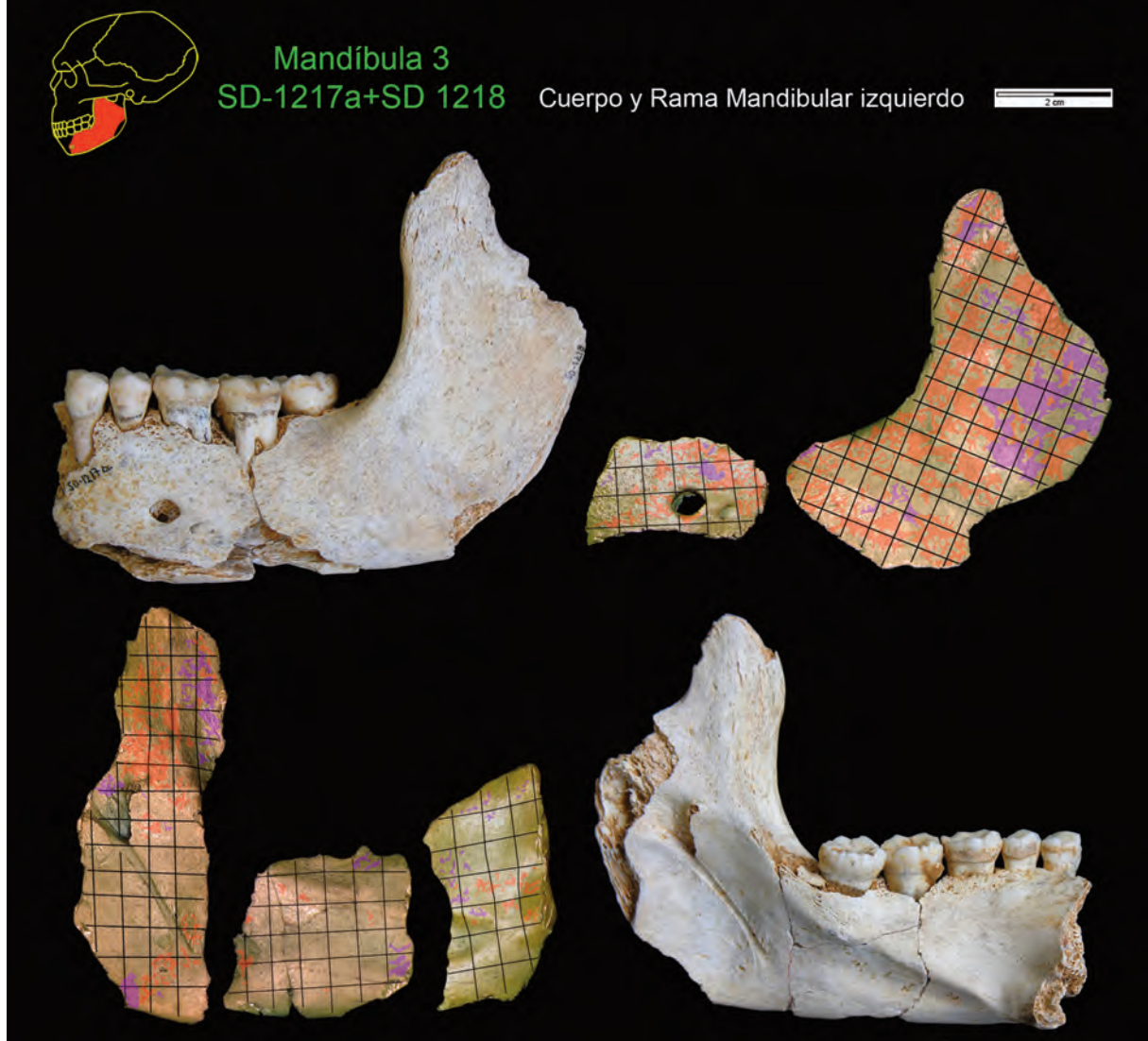
Cuerpo mandibular - Superficie lingual: la superficie lingual del componente alveolar está menos fragmentada que la superficie labial y ha permitido obtener su réplica. En el componente alveolar no se han conservado áreas de deposición ósea. Sí conserva áreas de reabsorción de pequeño tamaño localizadas bajo el primer y segundo premolar y el segundo molar. Por su parte, el componente basal conserva áreas de formación ósea en su parte anterior que se extienden horizontalmente por la región media, desde el nivel del primer premolar hasta el nivel del primer molar. En el espécimen estudiado, también se observan pequeñas áreas de formación localizados en la línea milohioidea a nivel del segundo molar y del tercer molar, así como un campo próximo al borde inferior del cuerpo a nivel del tercer molar y dos campos en la zona de contacto con la rama en la región media del cuerpo. En cuanto a la reabsorción de hueso, se conservan varias áreas de pequeño tamaño a nivel del segundo molar que se extienden verticalmente desde el contacto con el componente alveolar hasta la línea milohioidea así como tres áreas localizados en la fosa submandibular a nivel del segundo molar.

Rama mandibular

La rama mandibular, conservada en los especímenes SDR-009, SDR-011, SD-650a, SD-30 (Lámina 4.5) y Mandíbula 3 (Lámina 4.6), es la región donde las superficies de formación y reabsorción ósea están mejor conservadas, lo que nos ha permitido conocer con detalle su patrón de modelado óseo.

Rama mandibular - Superficie bucal: el ápice de la apófisis coronoides de SDR-009 y Mandíbula 3 conserva áreas de formación de hueso en su cara bucal. Estas áreas de formación se extienden hacia el borde anterior de la rama a nivel de la fosa triangular y en Mandíbula 3 descienden por una zona paralela al borde anterior continuando por la línea oblícu externa hasta alcanzar la protuberancia lateral (donde contacta con el cuerpo de la mandíbula). En este ejemplar, las áreas de formación de la mitad inferior del borde anterior de la rama se extienden hacia el interior

Lámina IV.6. *Homo neanderthalensis* El Sidrón (Asturias)



ocupando la mitad izquierda de la fosa masetérica. En SDR-009 y Mandíbula 3 las áreas de formación conservadas en la apófisis coronoides también se extienden posteriormente por la fosa triangular hasta el punto medio de la escotadura mandibular. La parte posterior de la rama está representada por pequeños fragmentos en los que se han observado las siguientes áreas de formación: un pequeño área en la base del cuello del cóndilo de SD-30; un área en la parte media del borde posterior de Mandíbula 3; dos áreas de gran tamaño en el espécimen SDR-011 y pequeñas áreas en SD-650a, situados en la región del gonion, en el borde posterior de la rama por encima del ángulo mandibular; áreas en la región comprendida entre la mitad inferior de la fosa masetérica y el borde inferior

de Mandíbula 3, localizados desde la región del gonion hasta la zona de contacto con el cuerpo mandibular. En cuanto a la actividad de reabsorción ósea, el ápice de la apófisis coronoides presenta un pequeño área próximo al borde anterior de la rama en los especímenes SDR-009 y Mandíbula 3, y por debajo de éste, un área de mayor tamaño en Mandíbula 3. Este ejemplar conserva varias áreas de reabsorción en la región situada por debajo de la fosa triangular desde el nivel de la parte anterior de la fosa triangular hasta el punto medio de la escotadura mandibular. La parte posterior de la rama mandibular conserva áreas de reabsorción en la región comprendida entre el punto medio de la escotadura mandibular y el borde posterior de la rama, y que se extienden desde la base del cuello del cóndilo hasta la parte superior de la región del gonion, ocupando la mitad derecha de la fosa masetérica. También se observan áreas de reabsorción localizados entre la fosa masetérica y el borde inferior de la rama al mismo nivel que las áreas de reabsorción descritas en la región del gonion. El gonion del ejemplar SDR-011 conserva tres áreas de reabsorción en una zona próxima al borde posterior de la rama a nivel del contacto con el ángulo mandibular.

Rama mandibular - Superficie lingual: el espécimen Mandíbula 3 conserva áreas de formación en la región comprendida entre el borde anterior de la rama y la cresta endocoronoidea, localizadas en la zona de la punta de la apófisis coronoides, en el punto medio de esta región y en su parte inferior. Este ejemplar y SDR-009 conservan áreas de formación a lo largo de la cresta endocoronoidea, desde donde se extienden posteriormente cubriendo la cresta endocoronoidea hasta la escotadura mandibular. Por delante del foramen mandibular se conservan pequeñas áreas de formación. La región del gonion, conservada en SDR-011 y SD-650a, presentan áreas de formación de hueso por encima del primer tubérculo pterigoideo. El espécimen Mandíbula 3 conserva pequeñas áreas de formación que se extienden oblicuamente desde el borde inferior de la rama a nivel del foramen mandibular, pasando por el extremo final del surco milohioideo hasta llegar a la parte media de la zona de contacto con el cuerpo mandibular. El ejemplar Mandíbula 3 es el único que conserva áreas de reabsorción en la superficie lingual de la rama. Estas áreas se distribuyen por toda la superficie de la región comprendida entre el borde anterior de la rama y la cresta endocoronoidea, desde la punta de la apófisis hasta la parte inferior del borde anterior. También conserva un área de reabsorción en la superficie de entrada del foramen mandibular, un pequeño área delante de la superficies de deposición descritas en la parte anterior del foramen mandibular y un área de reabsorción a nivel del foramen mandibular en el borde inferior de la rama.

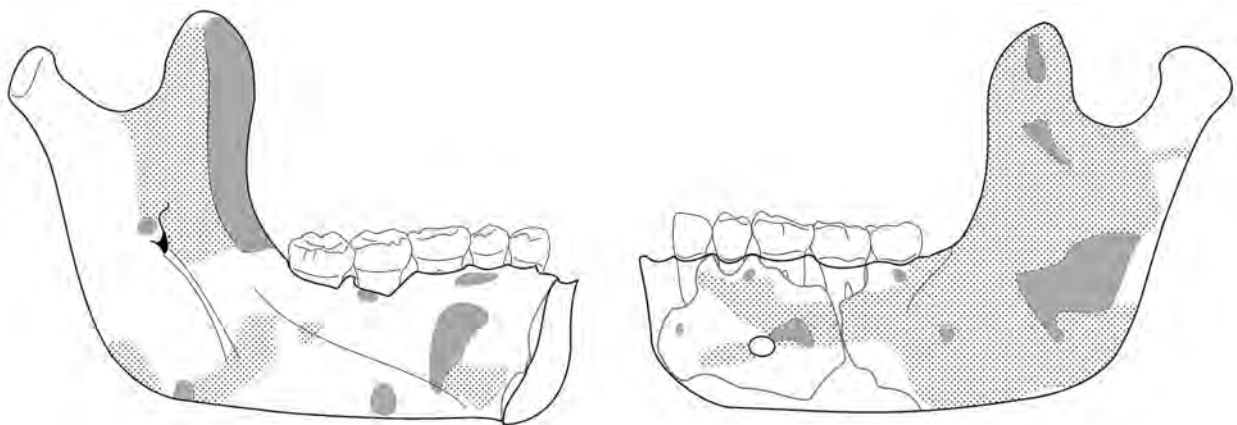
Patrones de Modelado Óseo Común

El patrón de modelado óseo común obtenido para la población de *Homo neanderthalensis* de El Sidrón se ha elaborado a partir de los fragmentos mandibulares que conservan áreas de actividad celular. Teniendo en cuenta la edad estimada de estos especímenes, el PMOc que describimos a continuación se asigna a individuos adultos. No se ha podido estudiar la variabilidad dado lo limitado de la muestra que apenas presenta la misma región mandibular en distintos ejemplares.

Descripción del patrón de modelado óseo común

El patrón de modelado óseo común de la mandíbula de El Sidrón se muestra en la Figura 4.13. Este patrón muestra un campo de formación de hueso en el componente alveolar de la superficie bucal del cuerpo mandibular que se extiende desde la parte anterior del cuerpo (a nivel del primer premolar) hasta el nivel del tercer molar. Este campo se extiende inferiormente ocupando la zona de contacto del componente alveolar y basal. Este campo de formación se amplía a nivel del espacio retromolar hasta alcanzar el borde inferior del cuerpo y ocupa este área hasta el contacto con la rama. Asimismo, el componente basal muestra un campo de formación en la parte anterior del cuerpo a la altura del foramen mentoniano, desde el nivel del primer premolar hasta dicho foramen. La actividad de reabsorción se restringe en el borde alveolar a dos campos (uno por debajo del segundo premolar-primer molar y otro por debajo del tercer molar) y en el componente basal a un campo situado por debajo del primer premolar a la altura del borde superior del foramen mentoniano y un campo en la parte posterior del foramen. Por su parte, la superficie lingual del cuerpo mandibular muestra en el componente alveolar campos de reabsorción que se localizan por debajo del segundo premolar y por debajo del segundo molar. En el componente basal, se observan dos campos de formación de hueso, uno en la fosa sublingual por encima de la línea milohioidea, por debajo del primer y segundo premolar, y otro en la línea milohioidea a nivel del tercer molar. El componente basal muestra

Figura 4.13. Patrón de modelado óseo común de la mandíbula de los especímenes de El Sidrón. Gris: reabsorción ósea; Punteado: formación ósea.



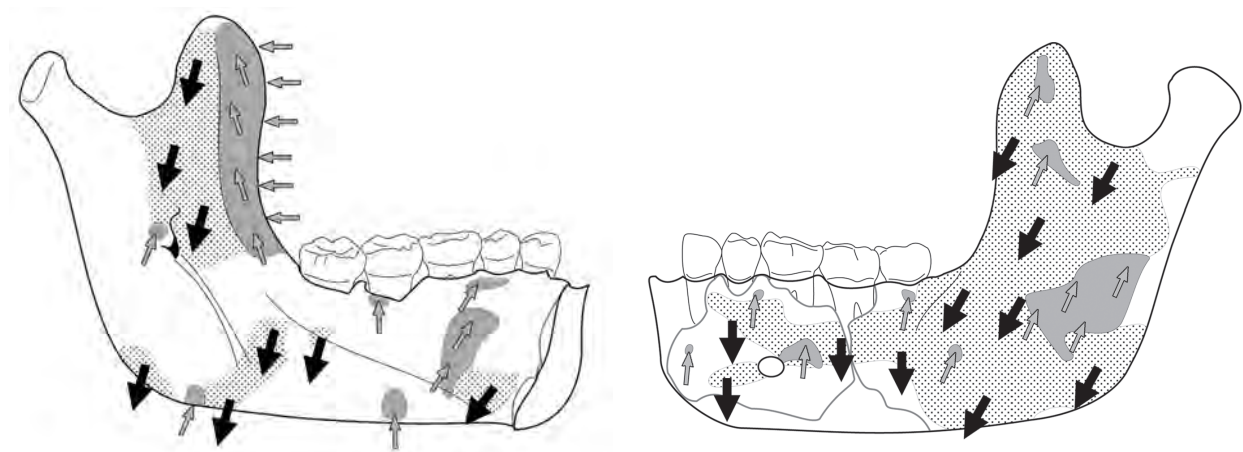
un campo de reabsorción en la fosa sublingual desde la zona de contacto con el componente alveolar hasta la línea milohioidea por debajo del primer premolar y un campo próximo al borde inferior del cuerpo a nivel del segundo molar.

En el caso de la rama mandibular, la superficie bucal muestra formación de hueso procedente del cuerpo y se continúa por la rama mandibular ocupando prácticamente toda su superficie. También se aprecia un campo de reabsorción en la zona de contacto cuerpo-rama a la altura del foramen mentoniano, un campo en el ápice de la apófisis coronoides, un campo en la apófisis a la altura del punto medio del borde anterior de la rama y un campo en la fosa masetérica. La superficie lingual muestra un campo de formación de hueso en el área del toro triangular y la parte anterior del foramen mandibular, un campo en la región del gonion y un campo que se extiende desde el borde inferior, a nivel del foramen mandibular) hasta el punto medio de la zona de contacto con el cuerpo mandibular. En cuanto a la reabsorción ósea, se observa un campo en el área comprendida entre el borde anterior y la cresta endocoronoidea, un campo en la parte superior del foramen mandibular y un campo en el borde inferior de la rama a nivel del foramen mandibular.

El patrón de modelado óseo común del cuerpo mandibular muestra campos de reabsorción en la superficie bucal y lingual del componente alveolar que pueden relacionarse con el movimiento de los dientes como consecuencia de su propio crecimiento o bien al desplazamiento anterior de la dentición durante el crecimiento en longitud del cuerpo mandibular (Coqueugniot & Minugh-Purvis, 2003) (Figura 4.14). Por su parte, la superficie bucal del componente basal se caracteriza por el predominio de los campos de formación ósea que indican su crecimiento lateral. Asimismo, hay que destacar un campo de reabsorción por detrás del foramen mentoniano que podría estar relacionado con su posicionamiento posterior (segundo premolar-primer molar), característico de las mandí-

Interpretación del PMOc: Vectores de Crecimiento

Figura 4.14. Vectores de crecimiento inferidos a partir del patrón de modelado óseo común. Las flechas indican la dirección de crecimiento del hueso (negras por formación ósea y grises por reabsorción).



bulas neandertales (Stringer *et al.*, 1984; Condemi, 1991; Rosas & Aguirre, 1999; Coqueugniot, 2000; Coqueugniot & Minugh-Purvis, 2003; Williams & Krovitz, 2004). En el caso de la superficie lingual, se han identificado campos de formación de hueso en la región premolar y reabsorción de hueso desde la región del segundo premolar hasta el segundo molar, una distribución similar a la observada en el PMOc de las mandíbulas de *Homo heidelbergensis* de la muestra de Atapuerca-SH. En conjunto podemos hipotetizar que el PMOc del cuerpo mandibular indica un crecimiento lateral y medial de la región del primer premolar indicando un incremento en anchura. A su vez, este hecho podría estar relacionado con el gran tamaño que presentan la dentición anterior, rasgo característico de los neandertales (Rosas *et al.*, 2006). Por su parte la región media del cuerpo mandibular muestra un vector de crecimiento lateral desde el segundo premolar hasta el primer-segundo molar, que se relacionaría con la apertura de la arcada mandibular. Si bien los datos procedentes de la superficie lingual son escasos, observamos que el patrón de modelado óseo que muestra el vector lateral se refiere a una región del cuerpo mandibular restringida, por lo que hipotetizamos que en la mandíbula existe un moderado crecimiento mediolateral de la mandíbula, del mismo modo que se ha observado en otros neandertales (Ponce de León & Zollikofer, 2001). Por último, la región del tercer molar y del espacio retromolar presentaría, como en la región anterior del cuerpo, un vector lateral y lingual que indica el incremento en anchura de dicha región así como el crecimiento posterior, de forma similar a como propone Enlow y colaboradores para *Homo sapiens* y *Macaca mulatta* (Enlow, 1963; 1982; Enlow & Harris, 1964).

En cuanto a la rama mandibular, el PMOc muestra campos de formación ósea tanto en la superficie bucal como en la lingual a partir del cual inferimos un vector de crecimiento medial y lateral, indicando un aumento de su anchura. La superficie bucal presenta un gran campo de formación que la cubre casi en su totalidad. Dentro de este mapa destaca la presencia de formación ósea en el lado bucal de la coronoides, característica específica de *Homo neanderthalensis* de El Sidrón y que no se observa en la mandíbula de *Homo heidelbergensis* de la Sima de los Huesos ni en *Homo sapiens* (Enlow, 1982). En conjunto indica un vector de crecimiento lateral y estaría también relacionado con un crecimiento posterior. El crecimiento posterior daría lugar a la reubicación posterior de la rama, permitiendo la elongación del cuerpo mandibular, del mismo modo que ocurre en *Homo sapiens* (Enlow, 1982). Por otro lado, los campos de reabsorción en el lado bucal señalan la dirección medial de la apófisis coronoides y de la región de la fosa masetérica. En el caso de los campos de la coronoides podría estar relacionado con el crecimiento superior de la coronoides, mientras que la reabsor-

ción de la fosa masetérica se podría relacionar con la depresión observada en esta región. En la cara lingual destaca el campo de reabsorción que cubre la superficie de la región comprendida entre el borde anterior y la cresta endocoronoidea, posiblemente relacionado con la reubicación posterior de la rama y el crecimiento lateral de esta región. También presenta un pequeño campo de reabsorción que podría estar relacionado con la formación de la tuberosidad pterigoidea. Asimismo, hay que destacar la presencia de un campo de reabsorción ósea en la entrada del foramen mandibular que podría estar relacionado con la formación del canal mandibular o bien con el desplazamiento posterior del foramen durante el crecimiento posterior de la rama mandibular, como indica Enlow (1982) en *Homo sapiens*. Los campos de formación en el lado lingual junto con la formación bucal estarían relacionados con el aumento de grosor de la rama en la región posterior a la cresta endocoronoidea y en la región del gonion.

2. Zaskalnaya VI (Crimea, Ucrania)

El análisis microscópico de los ejemplares Zaskalnaya 1 y Zaskalnaya 2 muestra la superficie ósea de los fragmentos mandibulares totalmente erosionadas, por lo que no se ha podido identificar ninguna característica relacionada con la actividad de formación y reabsorción de hueso. Como se observa en la Figura 4.15, las imágenes obtenidas muestran una superficie irregular caracterizada por la presencia de marcas de utensilios, fracturas y posiblemente por la erosión de la superficie.

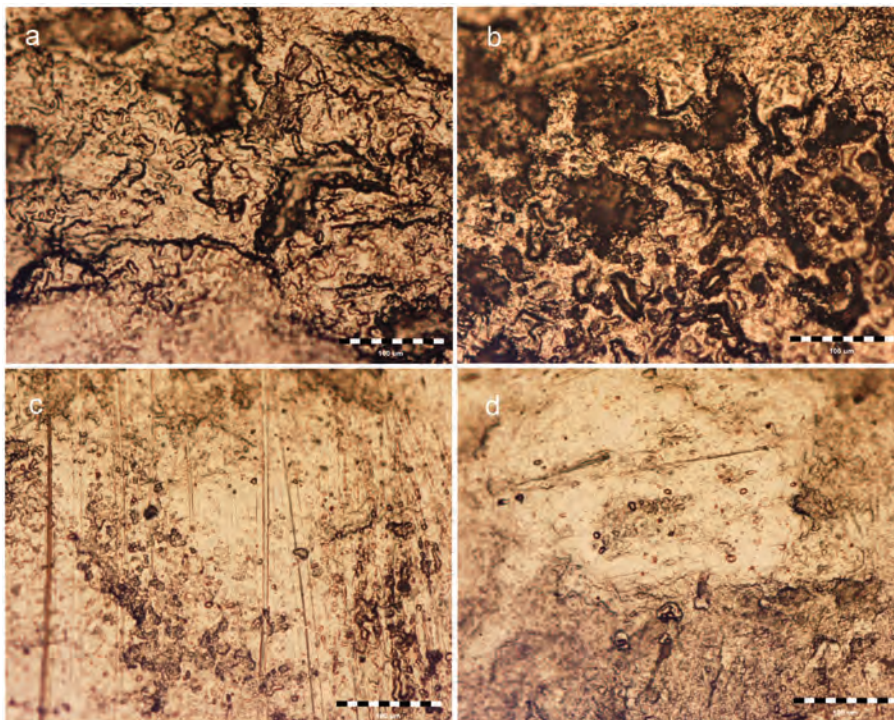


Figura 4.15. Imágenes de la superficie ósea de los especímenes Zaskalnaya 1 (arriba) y Zaskalnaya 2 (abajo). (a) Cuerpo interno (3,2); (b) Cuerpo externo – región del foramen (2,2); (c) Cuerpo externo (1,3); (d) Cuerpo Interno (2,5). Fotografías tomadas con el MLI. Escala 100 μ m.

CAPÍTULO 5

Especies actuales: Patrones de Modelado Óseo y Vectores de Crecimiento.

El presente capítulo consta de la descripción de los patrones de modelado óseo y los correspondientes modelos de crecimiento de la distintas especies. Está estructurado de forma similar a los trabajos de taxonomía. En cada especie se detalla el material empleado para dar paso a una descripción pormenorizada de los patrones de modelado óseo de los individuos analizados. La información recogida en el análisis microscópico de la superficie del hueso del esqueleto facial y la mandíbula siguiendo el protocolo previo, nos ha permitido identificar las estructuras relacionadas con las actividades de modelado óseo. A partir de estos datos se observa la distribución de los campos de formación y reabsorción ósea en la superficie de las distintas regiones esqueléticas analizadas. Como resultado obtenemos un patrón de modelado óseo que recoge el mosaico de campos de crecimiento conservados en la superficie del hueso. En este capítulo presentamos los patrones elaborados para cada uno de los ejemplares analizados y los describimos en detalle para cada región anatómica. Los resultados obtenidos se muestran en una lámina acompañada de su descripción. La organización de la información en las láminas difiere entre el material fósil y el material actual como explicaremos con detalle en cada apartado. En general, las láminas contienen información sobre el ejemplar –número del espécimen, colección, edad, sexo y lado replicado–, fotografías originales y el mapa de modelado óseo sobre la réplica de alta resolución. Para facilitar la lectura del patrón de modelado óseo he codificado los campos de actividad celular con colores: Rojo = formación y Morado = reabsorción, mientras que las zonas que no presentan ningún color reflejan superficies en las que no se conservan las microestructuras relacionadas con la actividad celular. De este modo, se describen los patrones de modelado óseo de la mandíbula y del esqueleto facial. Los datos resultantes se sintetizan en unos patrones comunes junto con una descripción de la variabilidad. La información para cada especie se completa con una propuesta detallada del modelo de crecimiento asociado a los patrones de modelado y su comparación con los resultados de estudios previos. Estas comparaciones se circunscriben a la especie descrita, quedando el estudio de las diferencias y semejanzas entre las distintas especies estudiadas y con los datos bibliográficos de otras especies para el capítulo siguiente.

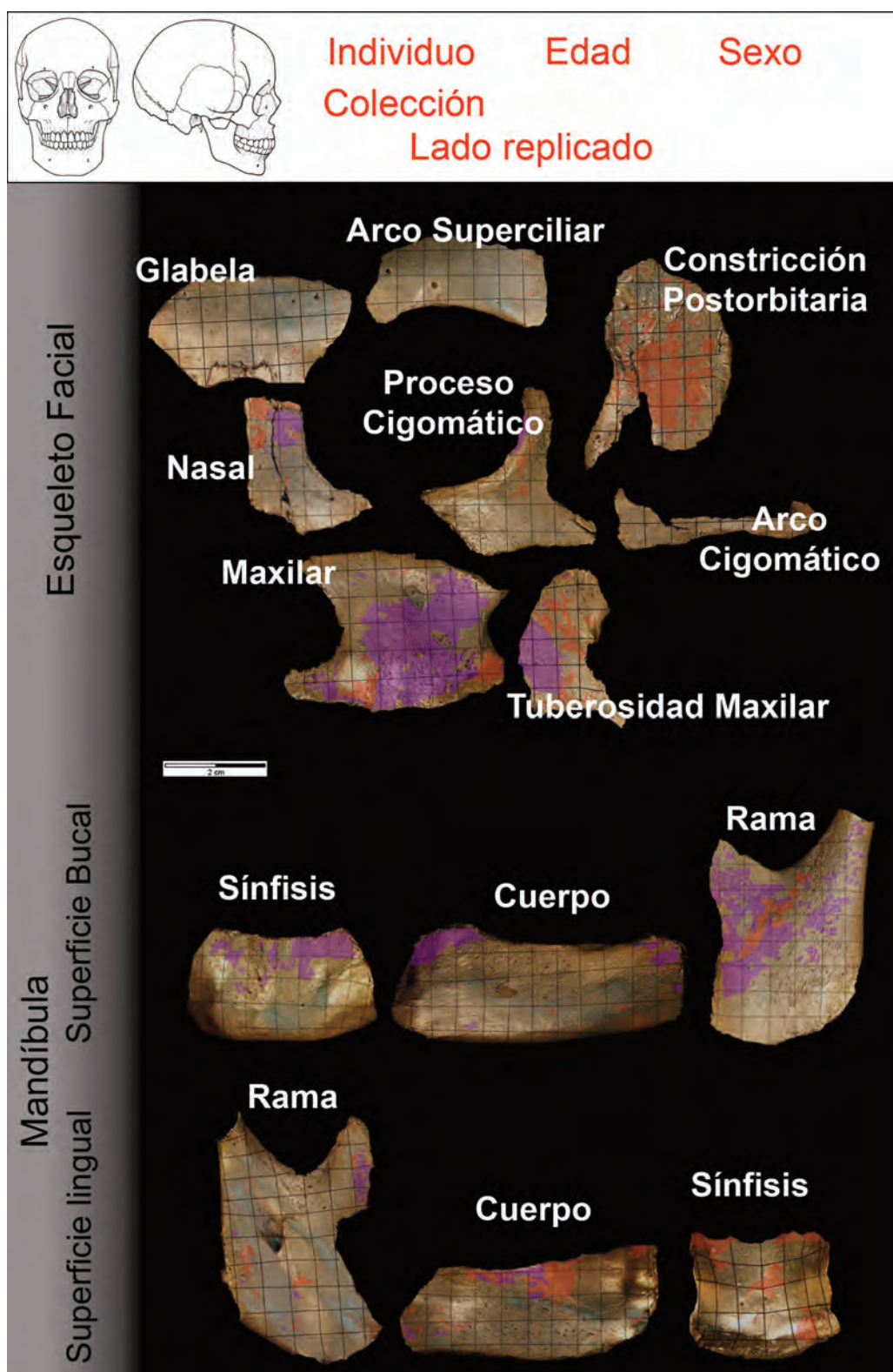
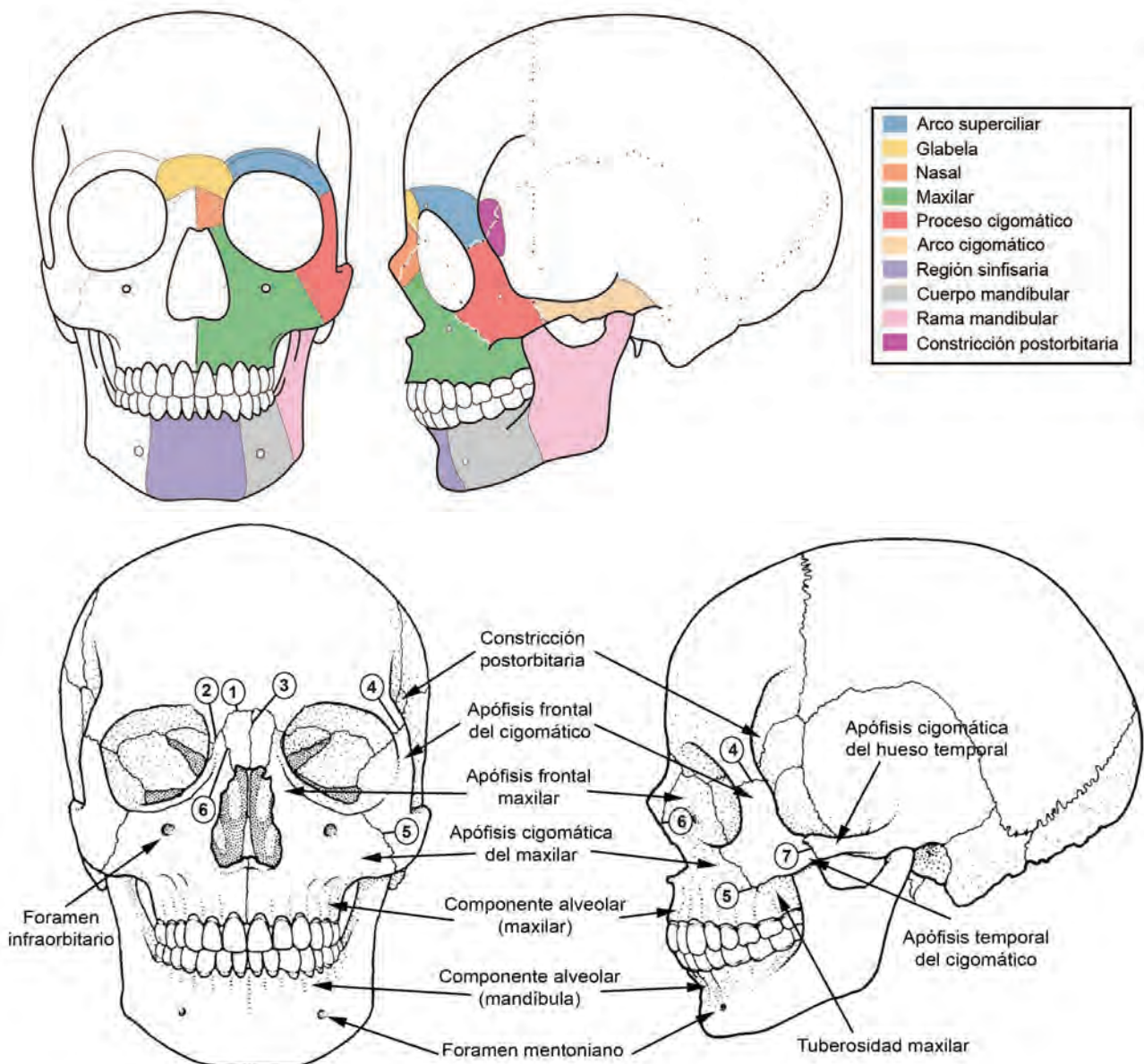


Figura 5.1. Lámina explicativa. Ejemplo de lámina de los patrones de modelado óseo. Se detallan las áreas anatómicas analizadas en cada molde.

Las muestras de especies actuales analizadas en esta tesis, *Homo sapiens*, *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*, proceden de colecciones documentadas que incluyen información detallada sobre cada individuo. Dicha información nos ha permitido seleccionar para cada especie 12 individuos en buen estado de conservación de los que se obtienen réplicas del esqueleto facial y la mandíbula. El análisis microscópico de las réplicas de alta resolución obtenidas nos muestra la distribución de los campos de formación y reabsorción de hueso, a partir de la cual hemos establecido el patrón de modelado óseo de cada individuo. Los datos obtenidos se han dividido en dos grupos de edad, inmaduros y adultos, con patrones de modelado óseo comunes separados. Esta separación posibilita la exploración de las diferencias de crecimiento existentes en la ontogenia. El resto de la estructura de las descripciones sigue el modelo empleado en las especies fósiles aunque las posibilidades de la muestra han permitido incorporar la descripción del esqueleto facial junto con la mandíbula.

Figura 5.2. Esquema de las regiones anatómicas craneales estudiadas (arriba) y nomenclatura empleada (abajo). Suturas: 1. S. frontonasal; 2. S. frontomaxilar; 3. S. internasal; 4. S. frontocigomática; 5. S. cigomáticomaxilar; 6. S. nasomaxilar; y 7. S. cigomáticotemporal.



Precisiones sobre las descripciones de los patrones de modelado óseo

Las láminas elaboradas de las especies actuales incluyen la información obtenida por individuo como se indica en la lámina explicativa (Figura 5.1). La parte superior de la lámina recoge los datos del individuo: la fotografía original (excepto en la muestra *H. sapiens* de la que no se pudo obtener fotografía), la sigla del espécimen, la edad, el sexo, la colección de procedencia y el lado replicado. En la sección inferior se muestra por este orden de arriba abajo, los patrones de modelado óseo del esqueleto facial, la superficie bucal y la superficie lingual de la mandíbula. Con objeto de analizar las variaciones ontogenéticas del patrón de modelado óseo se ha escogido para cada especie un grupo de 6 individuos inmaduros y 6 individuos adultos. Con esta idea, la descripción del patrón de modelado óseo se ha realizado teniendo en cuenta estos dos grupos, primero mostrando el patrón del esqueleto facial y la mandíbula de los individuos inmaduros y después el de los individuos adultos.

El patrón facial se describe tomando como referencia las distintas partes en que hemos dividido el esqueleto facial al hacer los moldes de alta resolución, es decir, la constricción postorbitaria, el arco superciliar, la glabella, el hueso nasal, el maxilar, la tuberosidad maxilar y el hueso cigomático. El patrón de la mandíbula se describe en función de las siguientes regiones mandibulares: región sinfisaria, cuerpo y rama mandibular. Para facilitar la lectura de las descripciones proporcionamos dibujos esquemáticos donde se resaltan las estructuras anatómicas utilizadas en la descripción de los campos de modelado óseo (Figuras 5.2 y 5.3).

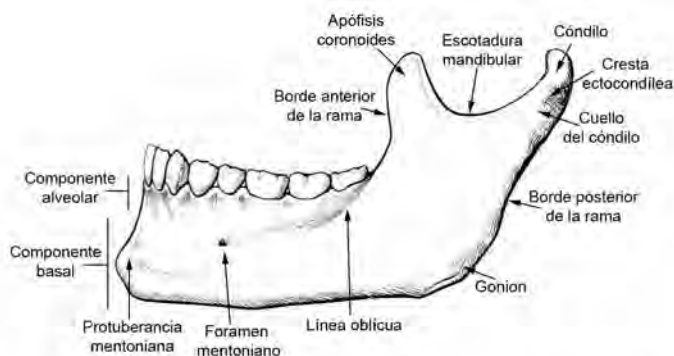
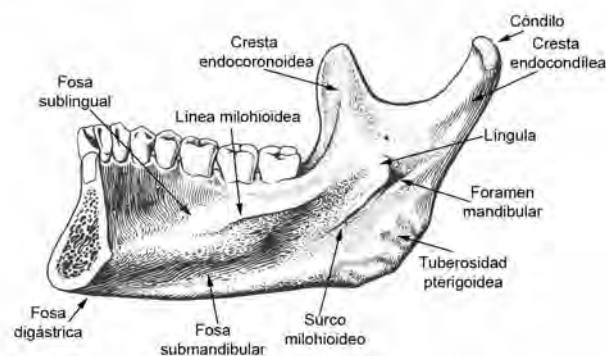


Figura 5.3. Estructuras anatómicas de la mandíbula empleadas en las descripciones de los patrones de modelado óseo.



Homo sapiens

1. Material

El material que se describe a continuación corresponde a los individuos recogidos en la Tabla 5.1.

Individuo	Edad (años)/Sexo	Lado replicado	Lámina
218	10 / Femenino	Izquierdo	V.7
101	12 / Femenino	Izquierdo	V.8
284	17 / Femenino	Izquierdo	V.9
100	7 / Masculino	Izquierdo	V.10
126	8 / Masculino	Izquierdo	V.11
100A	11 / Masculino	Izquierdo	V.12
46	38 / Masculino	Izquierdo	V.13
92	27 / Masculino	Izquierdo	V.14
98	24 / Masculino	Izquierdo	V.15
144	29 / Femenino	Izquierdo	V.16
52	38 / Femenino	Izquierdo	V.17
342	28 / Femenino	Izquierdo	V.18

Tabla 5.1. Individuos inmaduros y adultos de *Homo sapiens* (Colección Esqueletos Identificados, Coimbra, Portugal) que conservan el patrón de modelado óseo. Se indican la edad, el sexo, el lado replicado y las láminas correspondientes.

Todos los ejemplares analizados muestran una buena conservación de la superficie del hueso lo que nos ha permitido identificar las áreas de formación y reabsorción ósea que se describen a continuación.

2. Patrones de modelado óseo: ejemplares inmaduros

Constricción postorbitaria: todos los individuos presentan áreas de formación ósea en la zona del hueso frontal, en contacto con las suturas frontocigomática y esfenofrontal. La región correspondiente al hueso cigomático, conservada en los individuos 100, 100A, 126 y 218, presenta áreas de formación desde el margen próximo a la apófisis frontal

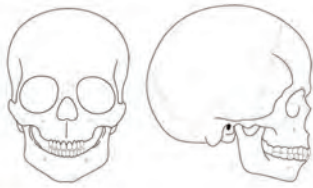
Esqueleto facial

del hueso cigomático hasta la sutura esfenocigomática. La región del hueso esfenoides muestra, en los individuos 100, 100A, 126 y 284, un gran área de formación que se extiende por toda la superficie desde el extremo final de la sutura esfenocigomática, hasta la sutura frontocigomática. Las áreas de reabsorción, en los individuos 101 y 284, se localizan próximas a la sutura esfenofrontal desde el nivel del arco superciliar hasta el contacto con la sutura frontocigomática. En el individuo 100A se conserva un área de reabsorción alargada en la zona de contacto con el extremo final de la sutura frontocigomática.

Arco superciliar: el individuo 126 presenta un área de formación de hueso que ocupa toda esta región excepto la zona más cercana a la sutura frontocigomática cuya superficie está erosionada. El resto de los individuos muestran áreas de deposición dispersas de menor tamaño que se distribuyen, en el individuo 218, por todo el arco superciliar, en los ejemplares 100A, 101 y 284 por la zona próxima a la glabella y en 100 y 101 por la zona cercana a la constricción postorbitaria. El individuo 100A es el único que conserva un área de reabsorción localizada en el borde supraorbitario hacia el interior de la cuenca orbitaria y que se extiende desde la hendidura supraorbitaria, de formación ósea, hasta la zona próxima a la sutura frontocigomática.

Glabela: se caracteriza por la presencia de áreas de formación de hueso que se extienden por la superficie comprendida entre los dos arcos superciliares, excepto la mitad superior de la glabella que no conserva campos de modelado óseo en ningún individuo. En los individuos 126, 100A y 284 los campos de formación son de gran tamaño. En los individuos 100, 218 y 101 las áreas conservadas son más pequeñas y se localizan, en los individuos 100 y 101, a nivel de la sutura frontomaxilar en contacto con el arco superciliar izquierdo, mientras que en el ejemplar 218 están bien distribuidas por la mitad derecha de la glabella. Los individuos 218 y 101 presentan además áreas de reabsorción. En el individuo 218 localizadas en la zona de contacto con el arco superciliar derecho, por encima de la sutura frontomaxilar y en el ejemplar 101 en la zona de contacto con el arco superciliar izquierdo, en el punto medio de la altura de la glabella.

Hueso nasal: los individuos 126 y 100A conservan áreas de formación de hueso que se extienden desde la sutura frontonasal hasta la región situada por encima del extremo final de este hueso (que forma parte del borde superior del orificio nasal). El individuo 100 sólo conserva áreas de formación ósea en la mitad proximal del hueso nasal, mientras que el individuo



Individuo: **218** Edad: **10 años** Sexo: **Femenino**

Colección: **Esqueletos Identificados (Coimbra)**

Lado replicado: **Izquierdo**

Esqueleto Facial

LÁMINA V.7

Glabela

Arco Superciliar

Constricción
Postorbitaria

Nasal

Proceso
Cigomático

Arco
Cigomático

Maxilar

Tuberosidad Maxilar

2 cm

Mandíbula

Superficie Bucal

Sínfisis

Cuerpo

Rama

Rama

Cuerpo

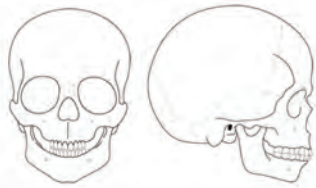
Sínfisis

Superficie Lingual

101 presenta un área en la parte media. Además, el individuo 126 presenta un pequeño campo por encima del borde superior del orificio nasal, y el individuo 100A una zona paralela a la sutura internasal. El individuo 284 no conserva el hueso nasal.

Apófisis frontal del maxilar: se conservan áreas de formación ósea que, en los individuos 126, 100A y 101, se extienden desde la sutura frontomaxilar hasta el cuerpo del maxilar. En el individuo 218, la formación de hueso se localiza en una región paralela al borde infraorbitario desde el punto medio del hueso nasal hasta el contacto con el cuerpo del maxilar, mientras que en el individuo 284, las áreas de formación se localizan por debajo de la sutura frontomaxilar y en una región paralela a la sutura nasomaxilar. Por otra parte, los individuos 100, 126 y 100A presentan áreas de reabsorción en la parte superior de la apófisis frontal a nivel de la fosa del sacro lacrimal. En algunos ejemplares, existen también áreas de reabsorción en la zona de contacto de la apófisis frontal y el cuerpo del maxilar que, en los individuos 100A y 218, se extienden desde el borde infraorbitario hasta el borde del orificio nasal, mientras que en el ejemplar 126 se conserva una pequeña área en contacto con el borde infraorbitario.

Cuerpo del maxilar: destaca la presencia de áreas de reabsorción distribuidas por distintas regiones. En el individuo 218 estas áreas se extienden por toda la superficie del cuerpo maxilar, desde el borde infraorbitario hasta el borde inferior del proceso alveolar y desde la sutura intermaxilar hasta la sutura cigomáticomaxilar. En los individuos 100 y 101, la reabsorción se extiende desde la sutura cigomáticomaxilar; rodea el foramen infraorbitario, excepto el lado dirigido al orificio nasal y continúa por la fosa canina hasta alcanzar el borde inferior del proceso alveolar. A partir de este punto, en el individuo 100, las áreas de reabsorción se extienden desde la tuberosidad maxilar hasta la zona situada por debajo del orificio nasal y en el individuo 101 desde la zona del incisivo lateral hasta la sutura intermaxilar. También se han identificado áreas de reabsorción en la zona de contacto con la apófisis frontal del maxilar de los individuos 126 y 100A y en la zona de los incisivos del proceso alveolar de 100A y 284. Asimismo, se conservan áreas de reabsorción por delante del foramen infraorbitario en los individuos 126 y 100A. Existe otra gran área de reabsorción en la fosa canina del individuo 284 que se extiende desde el foramen infraorbitario hasta el contacto con el componente alveolar. El individuo 126 conserva un área similar, localizada en la parte inferior de la fosa que se extiende hasta el borde inferior del componente alveolar y posteriormente



Individuo: **101** Edad: **12 años** Sexo: **Femenino**

Colección: **Esqueletos Identificados (Coimbra)**

Lado replicado: **Izquierdo**

Esqueleto Facial

Glabela

Arco Superciliar

LÁMINA V.8

Constricción
Postorbitaria

Nasal

Proceso
Cigomático

Arco
Cigomático

Maxilar

Tuberosidad Maxilar



Rama

Sínfisis

Cuerpo

Mandíbula

Superficie Bucal

Rama

Sínfisis

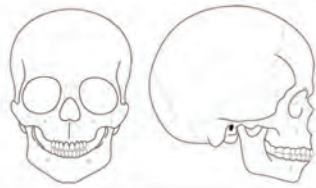
Superficie Lingual

Cuerpo

hasta el margen de la tuberosidad maxilar. El individuo 100A conserva una pequeña área de reabsorción a nivel del borde infraorbitario en un punto medio entre el foramen y el borde inferior del componente alveolar. La región situada entre el foramen infraorbitario y la sutura cigomáxicomaxilar presenta una gran área de reabsorción en el individuo 284 y dos pequeñas áreas en el individuo 100A.

El cuerpo del maxilar también conserva áreas de formación ósea. En los individuos 126, 100A y 284 discurren por el borde del orificio nasal, desde la zona de contacto con la apófisis maxilar hasta la sutura intermaxilar, mientras que en el individuo 101 hay una pequeña área en el borde del orificio nasal a nivel del foramen infraorbitario. En esta zona del foramen, el individuo 100A presenta un gran área de formación en su lado izquierdo, mientras que los ejemplares 100A, 101 y 284 muestran pequeñas áreas en la parte superior e izquierda del orificio infraorbitario. La fosa canina conserva, en el individuo 100A, un gran área de formación ósea que cubre casi todo la región. Este área se restringe a la mitad inferior de la fosa en el individuo 284, a un área en el punto medio entre el foramen infraorbitario y el borde inferior del componente alveolar en 101 y a dos áreas, una alargada en la parte media de la fosa canina y otra en el contacto con el componente alveolar, en el individuo 126. La zona próxima a la sutura cigomáxicomaxilar conserva áreas de formación desde el borde infraorbitario hasta el extremo inferior de la sutura en el individuo 126. Estas áreas se localizan en la parte media de la sutura en 100A y están en su extremo inferior en 101 y 284. En el componente alveolar del maxilar de los individuos 100 y 126 se observan áreas de formación de hueso a nivel del segundo incisivo. El individuo 100 presenta, además, un área de formación en la zona próxima a la tuberosidad maxilar.

Tuberosidad maxilar: en el componente alveolar se conservan áreas de formación de hueso que se localizan en el margen lingual del individuo 126, pequeñas áreas que se distribuyen por el margen inferior desde el margen bucal al lingual del individuo 100 y un área próxima al margen bucal en los individuos 100A y 218. La región del cuerpo del maxilar en la tuberosidad maxilar conserva áreas de formación de hueso próximos a la apófisis cigomática de los individuos 100, 126, 218 y 284, que en el caso del individuo 284 se extiende hasta alcanzar la parte central de la tuberosidad maxilar. El individuo 100 conserva áreas de formación que se extiende desde la parte superior hasta la zona de contacto con el componente alveolar, mientras que en los individuos 100A y 101 se observa un pequeño área en la parte media de la tuberosidad próximo al margen



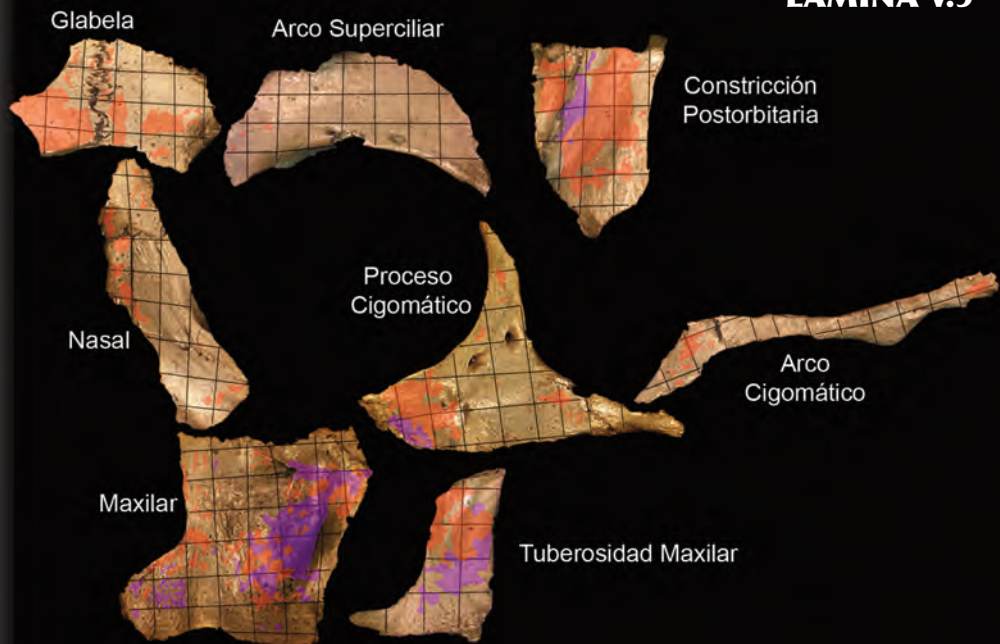
Individuo: **284** Edad: **17 años** Sexo: **Femenino**

Colección: **Esqueletos Identificados (Coimbra)**

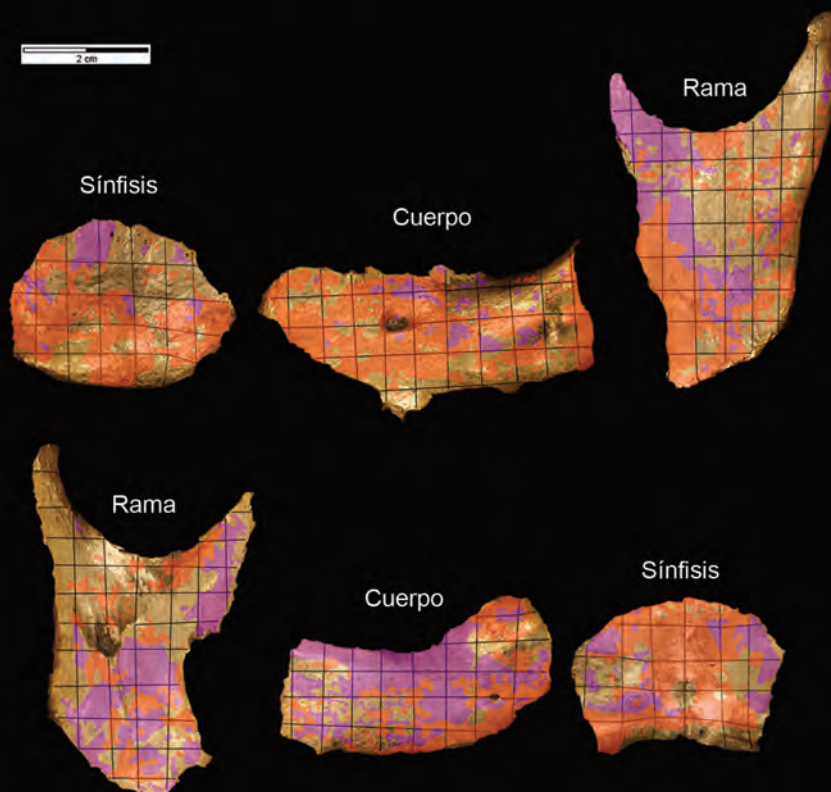
Lado replicado: **Izquierdo**

LÁMINA V.9

Esqueleto Facial



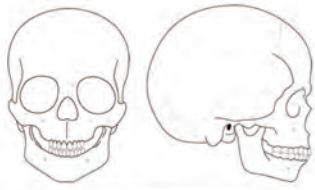
Mandíbula
Superficie Bucal
Superficie Lingual



bucal de la tuberosidad. Los individuos 126 y 218 conservan áreas de formación en la región comprendida entre la zona de contacto con el componente alveolar y la parte media de la tuberosidad maxilar, desde el margen bucal al lingual. En cuanto a la reabsorción de hueso, el componente alveolar presenta un área de reabsorción en su parte central y en el margen bucal del individuo 218, un área que ocupa la mitad superior del margen bucal en el individuo 100 y un área que se extiende por el margen lingual de los individuos 100A y 101. En la región del cuerpo del maxilar, se observa como el área de reabsorción del individuo 101 se extiende hasta alcanzar el nivel de la apófisis cigomática, mientras que en 100a y 218 las áreas de reabsorción se localizan en la parte media de la tuberosidad próximos al borde bucal. Asimismo, el individuo 218 presenta un área alargado que se extiende por la mitad próxima al margen lingual de la zona de contacto con el componente alveolar.

Hueso cigomático: se caracteriza por la presencia de áreas de formación de hueso. Todos los individuos, excepto 101 que no conserva áreas de modelado óseo en este área, presentan áreas de formación en la apófisis frontal del hueso cigomático hasta la parte superior del foramen cigomático facial. Este área de formación se extiende por toda la superficie del hueso cigomático en el individuo 126, mientras que en el individuo 218 se extiende un poco más en la vertical hasta el nivel del borde inferior del proceso del hueso cigomático. Los individuos 101 y 284 presenta un área de formación en la zona comprendida entre el borde infraorbitario y la sutura cigomáticomaxilar. Los individuos 100 y 100A no conservan áreas de deposición por debajo del foramen cigomático facial. En el proceso temporal del hueso cigomático y próximo a la sutura temporocigomática se encuentran pequeñas áreas de formación en los individuos 126, 218 y 284. Las áreas de reabsorción ósea se localizan en el individuo 126 en la zona del borde orbitario próximo a la sutura frontocigomática, y 126 y 100A en el borde infraorbitario, desde el nivel del orificio cigomático facial hasta la sutura cigomáticomaxilar. Los individuos 100A, 101 y 284 presentan áreas de reabsorción a lo largo de la sutura cigomáticomaxilar.

Apófisis cigomática del hueso temporal: sólo se conserva un área de formación ósea en el individuo 284, localizada en su extremo próximo al hueso temporal. El resto de los individuos muestra la superficie de esta región completamente erosionada.



Individuo: **100** Edad: **7 años** Sexo: **Masculino**

Colección: **Esqueletos Identificados (Coimbra)**

Lado replicado: **Izquierdo**

Esqueleto Facial

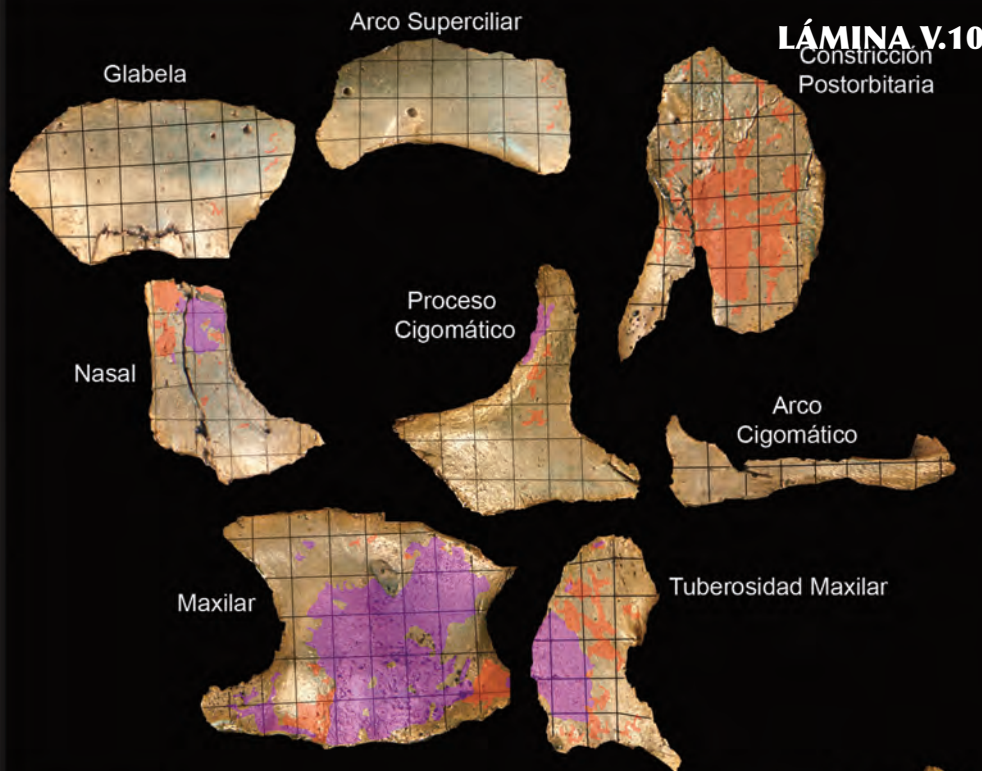
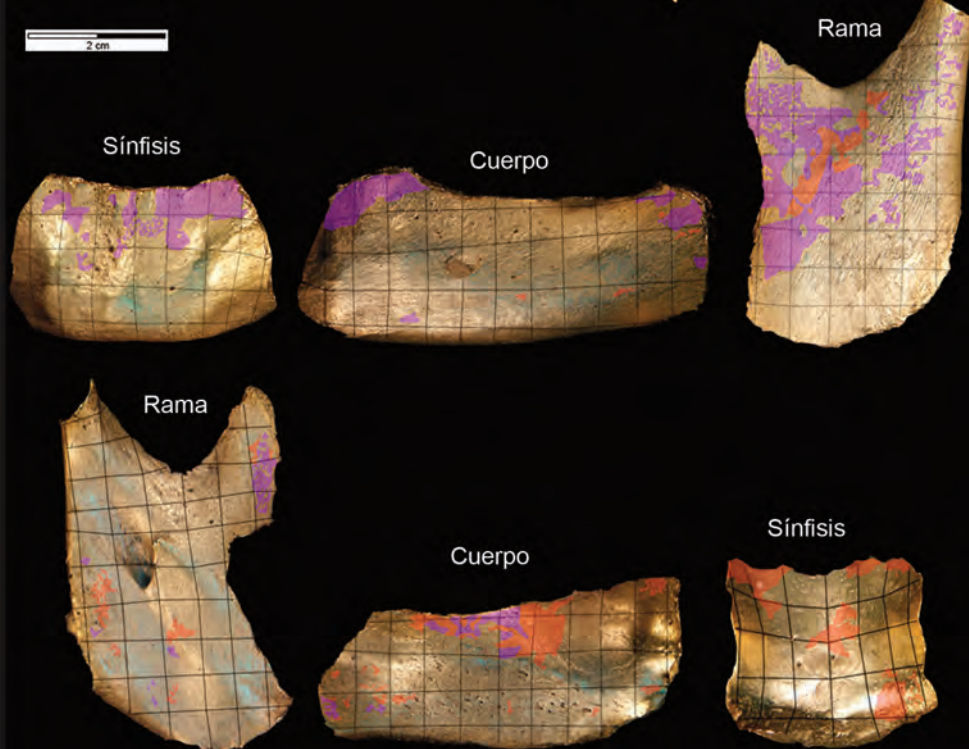


LÁMINA V.10
Constricción
Postorbitaria

Mandíbula
Superficie Bucal
Superficie Lingual

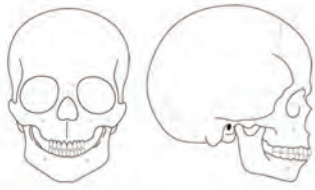


Mandíbula

Región Sinfisaria – superficie labial: El componente alveolar de todos los especímenes presenta áreas de reabsorción ósea, excepto en el individuo 126 que no pudo analizarse por tener el componente alveolar fragmentado. El componente basal conserva, en los individuos 100, 126, 218 y 284, áreas de reabsorción en las fosas mentonianas a nivel de los incisivos laterales y caninos. En los individuos 100 y 284 se distinguen áreas en la línea sinfisaria a la altura del vértice superior del triángulo mentoniano, mientras que los individuos 100A y 101 conservan en la parte inferior de la protuberancia mentoniana áreas de reabsorción paralelos al borde de la sínfisis. Además, en el individuo 100A este área se extiende por la línea sinfisaria hacia la parte superior ocupando parte del triángulo mentoniano. Estos dos individuos, 100A y 101, conservan también áreas de reabsorción en la zona que corresponde a los tubérculos mentonianos (derecha en 100A e izquierda en 101). Hay que señalar que en los individuos 100, 218 y 101 la reabsorción ósea es la única actividad celular que se ha conservado en la superficie labial de la sínfisis.

En cuanto a la formación de hueso, los individuos 126 y 284 muestran áreas de deposición en el componente basal tanto en el el triángulo mentoniano como en las fosas mentonianas, extendiéndose desde la zona de contacto con el componente alveolar hasta el borde basal de la sínfisis. Estas áreas de formación ósea se prolongan lateralmente hacia el cuerpo mandibular. En el caso del individuo 100A las áreas de deposición se distribuyen en un área comprendida entre los dos incisivos laterales en la parte superior del componente basal entre las dos áreas de reabsorción descritos anteriormente, es decir, en la región del vértice superior del triángulo mentoniano y las fosas mentonianas.

Región Sinfisaria – superficie lingual: Todos los individuos conservan en la superficie lingual del componente alveolar áreas de formación de hueso, excepto el individuo 100A que no conserva áreas de modelado óseo en este componente. El componente alveolar del individuo 284 presenta un gran área que cubre toda la superficie, y en el individuo 126 un campo que se extiende desde el canino izquierdo hasta el incisivo central derecho. En el resto de los individuos se ha identificado un área de formación que se extienden desde el incisivo lateral derecho hasta el canino derecho. Además, el individuo 100 muestra otro área con la misma distribución en el lado izquierdo, en 100A y 101 hay pequeñas áreas localizadas a nivel del incisivo central derecho, en 101 un área a nivel del canino derecho y en el individuo 218 un área a nivel del canino izquierdo. El componente basal del individuo 126 conserva un gran área de formación de hueso que discurre por una zona comprendida entre la



Individuo: **126** Edad: **8 años** Sexo: **Masculino**

Colección: **Esqueletos Identificados (Coimbra)**

Lado replicado: **Izquierdo**

Esqueleto Facial

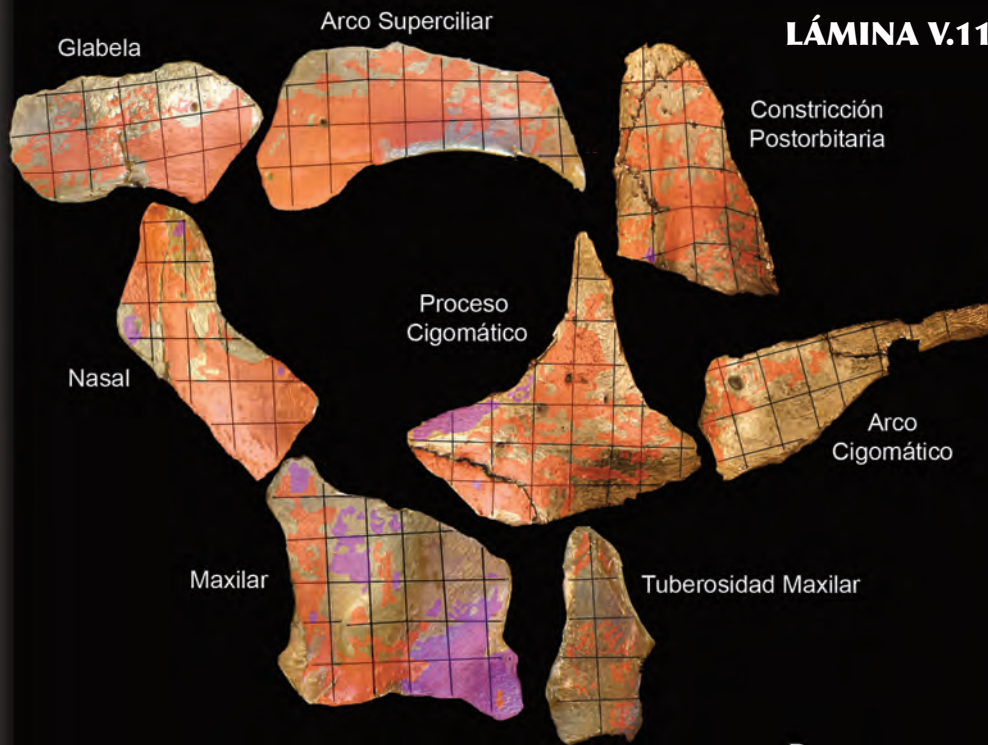
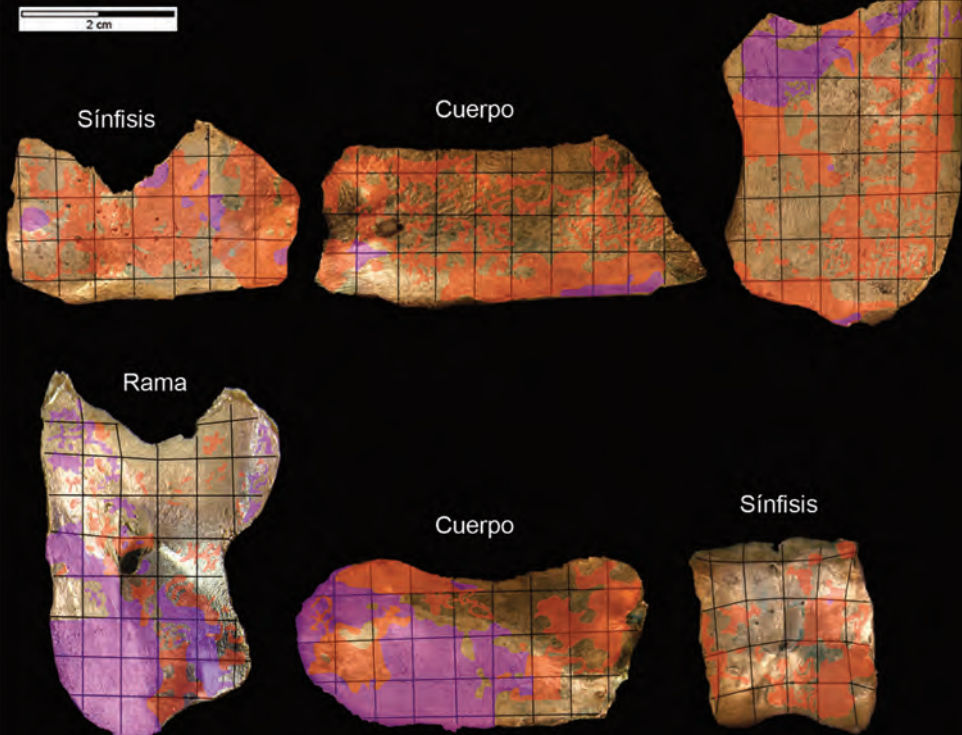


LÁMINA V.11

Mandíbula
Superficie Bucal
Superficie Lingual

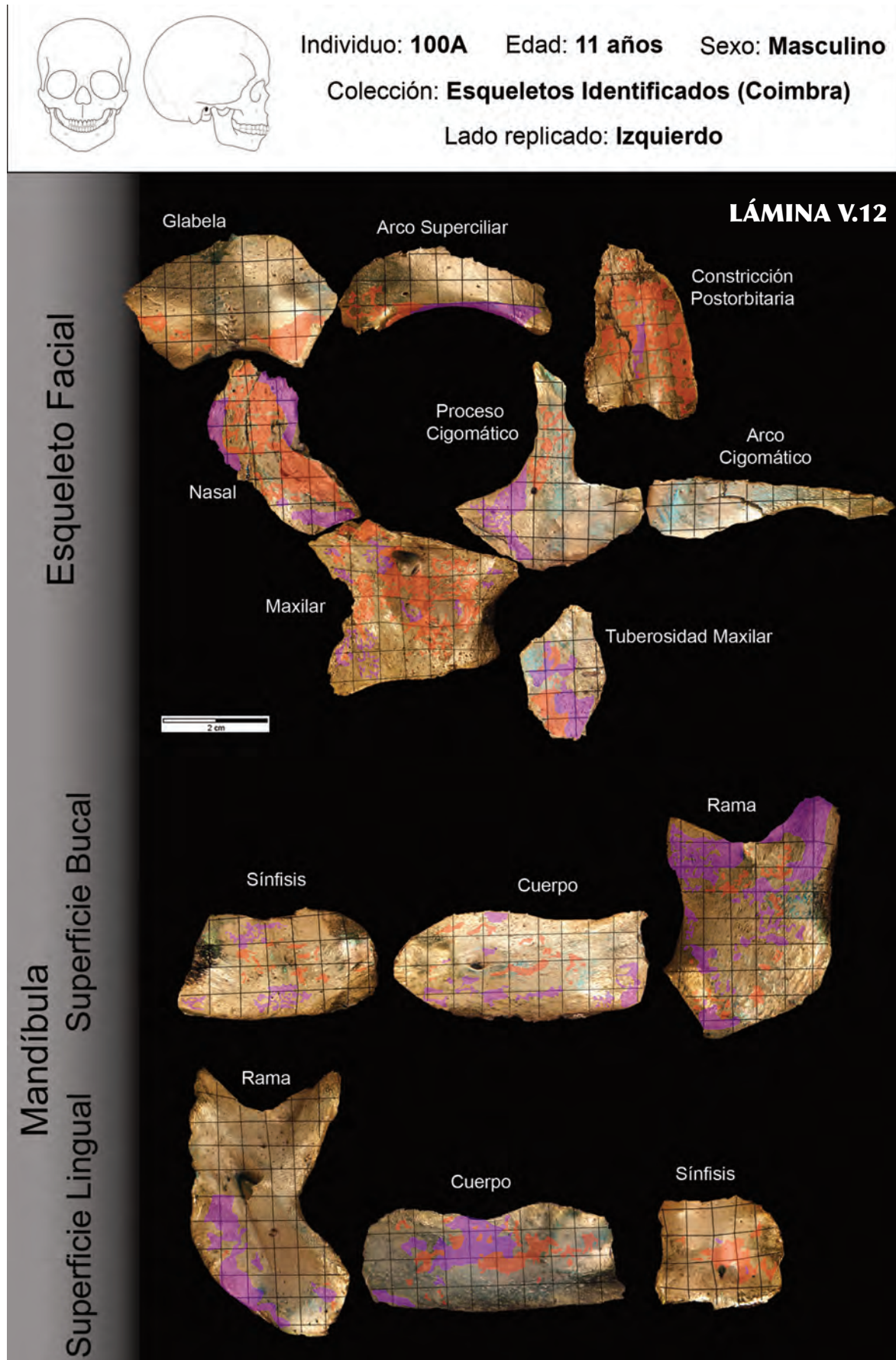


línea sinfisaria y el nivel del canino izquierdo, y se extiende desde el componente alveolar hasta el borde inferior de la sínfisis.

El individuo 284 conserva un gran área de formación comprendido entre los incisivos centrales que abarca desde el contacto con el componente alveolar hasta el borde inferior de la sínfisis, rodeando por completo a la zona de la fosa geni. En la parte inferior de esta fosa el área de formación se prolonga de forma paralela al borde basal de la sínfisis hacia el cuerpo mandibular derecho e izquierdo. En el resto de los individuos se conservan áreas de formación de menor tamaño localizados en los individuos 100 y 126 por encima de la fosa geni, en 101 y 100A en el lado derecho de la fosa geni a nivel del incisivo central derecho, y en 101 y 126 a nivel del incisivo lateral derecho, en el individuo 101 se conservan pequeñas áreas a nivel del canino derecho que se distribuyen desde la zona de contacto con el componente alveolar hasta el nivel del borde inferior de la fosa geni. En 100A hay un área de formación entre la fosa geni y el borde inferior de la sínfisis, y en el individuo 100 se observa un área de formación en contacto con el borde inferior de la sínfisis a nivel del incisivo lateral derecho.

Las áreas de reabsorción de hueso se han conservado en los individuos 218, 100A, 101 y 284. El individuo 284 presenta dos grandes áreas de reabsorción a nivel de los segundos incisivos y caninos de los dos lados entre el componente alveolar y la región basal. En el individuo 101 se ha identificado un área de pequeño tamaño en la región media de la sínfisis a nivel del segundo incisivo y un área por debajo de la fosa geni. También se distingue en el individuo 218 áreas de pequeño tamaño por encima de la fosa geni, en 100A un pequeño área en el lateral de la fosa geni a nivel del incisivo lateral derecho, en 218 y 101 un pequeño área a nivel del incisivo lateral izquierdo, y en el individuo 218 un pequeño área a nivel del canino derecho.

Cuerpo Mandibular - superficie bucal: El componente alveolar de los individuos 126, 218 y 284 conserva en la superficie bucal áreas de formación ósea que se distribuyen desde el nivel de los caninos hasta la zona de contacto con la rama mandibular. En los individuos 100A y 101 se observan áreas de formación por encima del foramen mentoniano y en 101 en la zona próxima a la línea oblicua externa. Las áreas de reabsorción conservadas en el componente alveolar se observan en los individuos 100 y 101 por debajo del canino y en 100 y 284 por debajo del primer molar y en el surco extramolar. El componente basal del individuo 284 conserva un gran área de formación, mientras que 218 y 126 muestran áreas por toda la superficie desde la parte posterior del foramen mentoniano hasta la zona de contacto con la rama mandibular. El individuo



100A presenta tres pequeñas áreas de formación en la región media del cuerpo desde la parte posterior del foramen mentoniano hasta el nivel del segundo molar, mientras que en el individuo 101 las áreas se extienden hasta la zona de contacto con la rama. En el individuo 100 se conservan dos áreas de formación a nivel del borde inferior del foramen mandibular por debajo del primer molar y en la protuberancia lateral por debajo del segundo molar.

En cuanto a la actividad de reabsorción ósea, el componente basal del individuo 101 conserva áreas entre el foramen mentoniano y el borde inferior y se extiende desde el nivel de los caninos hasta la zona situada por debajo del foramen mentoniano, mientras que en 100A se extiende hasta la zona de contacto con la rama mandibular. Asimismo, el individuo 101 presenta un área por debajo del canino, próximo a la zona de contacto con el componente alveolar y un gran área por encima del foramen mentoniano y el individuo 100A muestra un pequeño área por encima del foramen. Además, el individuo 284 muestra áreas de reabsorción a la altura del foramen mentoniano que se extienden desde el primer hasta el segundo molar, el individuo 100 presenta un pequeño área próximo al borde inferior del cuerpo a nivel del primer premolar y dos áreas en la zona de contacto con la rama, uno próximo a la zona de contacto con el componente alveolar y otro a nivel del foramen mentoniano, y el individuo 126 presenta un área a nivel del borde inferior del foramen mentoniano por debajo del primer premolar y un área alargada en contacto con el borde inferior del cuerpo desde el nivel del segundo molar hasta la zona de contacto con la rama.

Cuerpo Mandibular - superficie lingual: El componente alveolar se caracteriza por la presencia de áreas de reabsorción ósea que en los individuos 218, 101 y 285 se localizan a nivel de los premolares, y en 100, 218, 100A, 101 y 284 a nivel de los molares. Las áreas de formación de hueso del componente alveolar se observan en los individuos 100, 126, 218 y 284 entre el canino y el primer premolar, en 100 y 100A a nivel del primer molar, en 126 un gran área que se extiende desde el primer molar hasta la zona de contacto con la rama, y en los individuos 100 y 100A pequeñas áreas de formación a nivel del segundo molar.

En el componente basal la fosa sublingual del individuo 126 conserva un gran área de formación que ocupa la parte anterior desde el canino hasta el primer premolar y los individuos 126 y 100 un gran campo desde el primer al segundo molar. Los individuos 100A y 284 conservan áreas de formación por la parte media del cuerpo en la región compren-

didada entre el canino y la línea milohioidea (a nivel del primer premolar). En la fosa submandibular se observan áreas de formación en el individuo 126, 284, 101 y 218 localizadas en la parte anterior a nivel del primer premolar, que en el individuo 284 se extiende por el borde inferior del cuerpo hasta el nivel del segundo molar. En la parte media del cuerpo, los individuos 100A, 101 y 284 presentan áreas de formación de hueso desde el primer premolar hasta el segundo molar, y los individuos 100, 101 y 126 presentan áreas de formación a nivel del segundo y tercer molar. En cuanto a la reabsorción ósea el componente basal presenta en la fosa sublingual del individuo 284 áreas de reabsorción que se extienden por la parte media del cuerpo desde el nivel del canino hasta la línea milohioidea (primer premolar), mientras que el individuo 101 muestra áreas en la zona de contacto con el componente alveolar por debajo del primer y segundo premolar. Los individuos 284, 100A, 218 presentan un gran área de reabsorción que se localiza en la región situada por encima de la línea milohioidea desde el nivel del primer premolar hasta el tercer molar, y los individuos 100 y 101 presentan áreas por debajo del primer y segundo molar. Hay que destacar la presencia en la fosa submandibular de un gran área de reabsorción que ocupa toda su superficie en el individuo 126, mientras que en el individuo 284 se observan áreas con la misma distribución. El individuo 100A conserva un área en la parte media del cuerpo que se extiende desde el primer hasta el segundo molar, el individuo 101 un gran área en la zona de contacto con la rama desde el componente alveolar hasta el borde inferior del cuerpo, y los individuos 100A y 100 presentan pequeñas áreas de reabsorción en la mitad inferior de la zona de contacto con la rama.

Rama mandibular - superficie bucal: Todos los individuos, excepto 218, presentan un gran área de reabsorción en la apófisis coronoides que se extiende desde el borde anterior de la rama hasta el área situada por delante de la fosa triangular. En los individuos 284, 100 y 100A este área desciende por la región paralela al borde anterior de la rama, y en los individuos 100 y 100A continúa por la línea oblicua. El cuello del cóndilo presenta áreas de reabsorción desde su borde anterior hasta el borde posterior en los individuos 100A y 101, mientras que en 100, 126 y 284 se observan áreas en el borde posterior y en 126 además un área en el borde anterior. En los individuos 100, 100A y 284 este área de reabsorción se extiende por debajo de la fosa triangular y paralela al borde posterior de la rama, continúa por la parte superior de la fosa masetérica y llega a la zona de contacto con el cuerpo, excepto en 284 que discurre por la parte inferior y no contacta con el cuerpo.

En cuanto a la actividad de formación de hueso, todos los individuos presentan áreas en la fosa triangular a partir de la cual se extiende diagonalmente una franja hacia el cuello del cóndilo y hacia el borde anterior de la rama. En los individuos 126, 101 y 284 las áreas de formación conservadas se extienden hacia el punto medio del borde anterior de la rama y continúa por la línea oblicua externa hasta el borde basal, mientras que en los individuos 100 y 284 alcanzan el extremo inferior del borde anterior de la rama. El individuo 218 presenta áreas a lo largo del borde anterior. Por otro lado, en los individuos 126 y 284 se conservan áreas de formación ósea que se extienden diagonalmente desde la fosa triangular hasta la zona situada por debajo de la base del cóndilo en el borde posterior de la rama. Desde esta región las superficies de formación se extienden por toda la fosa masetérica en el individuo 126, mientras que en los individuos 284 y 101 ocupan la parte inferior de la fosa y los individuos 100A y 218 muestran pequeñas áreas dispersas por la misma región. Los individuos 218, 101 y 126 conservan áreas que se extienden desde el gonion hasta el borde inferior del borde anterior de la rama, cubriendo la zona de contacto con el cuerpo. En el individuo 284 se observa un gran área de reabsorción que presenta la misma distribución que la descrita en los individuos 218, 101 y 126.

Rama mandibular - superficie lingual: Las áreas de reabsorción conservadas se localizan principalmente en dos regiones definidas de la rama mandibular. Por un lado, los individuos 100, 126, 218 y 284 presentan un área de reabsorción en la zona de la apófisis coronoides comprendida entre la cresta endocoronoidea y el borde anterior de la rama. Los individuos 126, 218 y 101 conservan un gran área de reabsorción que se extiende desde el cuello del cóndilo, desciende por la zona comprendida entre el foramen mentoniano y el borde posterior de la rama y ocupa todo la región del gonion. En los individuos 100A y 218 este gran área de reabsorción se extiende desde la parte posterior del foramen mandibular hasta la región del gonion. La región comprendida entre la línea milohioidea y la zona de contacto con el cuerpo mandibular presenta áreas de reabsorción en los individuos 126, 218, 101 y 284, y en el individuo 100A un pequeño área en el punto medio de la zona de contacto con el cuerpo.

La actividad de formación de hueso se conserva en los individuos 126 y 101 en la región media de la cresta endocoronoidea, mientras que en el individuo 284 el área de formación se extiende desde el vértice de la apófisis hasta la escotadura mandibular hasta la base del cuello del cóndilo. Los individuos 284 y 126 conservan áreas de formación desde la base del cóndilo hasta el foramen mandibular y el individuo 218 tres áreas en el punto

medio de esta distancia. El borde posterior de la rama conserva pequeñas áreas de formación en el individuo 100 por debajo del nivel del foramen mandibular hasta la región del gonion. Los individuos 284 y 126 muestran áreas que se extienden a lo largo del surco milohioideo desde el foramen mandibular hasta el borde inferior de la rama. La región comprendida entre el foramen mandibular y el extremo inferior del borde anterior de la rama conserva áreas de formación que se extienden por la zona de contacto con el cuerpo hasta el borde inferior en los individuos 126 y 284.

3. Patrones de modelado óseo: ejemplares adultos

Constricción postorbitaria: Conserva pequeñas áreas de reabsorción en la zona que contacta con la sutura esfenocigomática de los individuos 98, 46 y 342. En el individuo 52 se han identificado áreas de reabsorción en la parte superior de la sutura esfenofrontal (a nivel del arco superciliar), que se extienden en dirección al arco superciliar, mientras que en el individuo 46 las áreas de reabsorción se localizan a este nivel en una zona del hueso temporal. El individuo 342 presenta tres pequeñas áreas distribuidas a lo largo de la sutura esfenofrontal. En cuanto a la formación de hueso, los individuos 342 y 144 las áreas relacionadas con esta actividad que se conservan se extienden desde la sutura esfenofrontal ocupando parte del hueso temporal. En el caso de los individuos 46 y 52 las áreas de formación se localizan a nivel del arco superciliar en una zona comprendida entre la sutura esfenofrontal y el arco superciliar. En el individuo 92, la constricción postorbitaria no pudo replicarse dada la elevada fragilidad de esta región.

Esqueleto facial

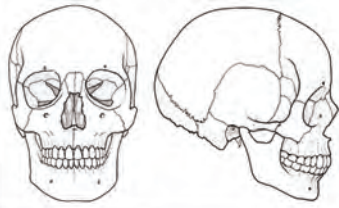
Arco superciliar: Se caracteriza por la presencia de áreas de formación de hueso que se distribuyen por toda la superficie. Los individuos 92 y 342 conservan áreas de gran tamaño que se extienden desde la sutura frontocigomática hasta la zona próxima a la glabella. En los individuos 98 y 144 las áreas de formación presentan la misma distribución, pero en 98 se observa un área paralela al borde supraorbitario que no alcanza la parte superior del arco superciliar y que se extiende desde la sutura frontocigomáticas hasta la zona próxima a la hendidura supraorbitaria, y en 144 las áreas (de menor tamaño que las descritas en 98, 92 y 342) se localizan en la zona próxima a la sutura frontocigomática y en la zona situada entre la hendidura supraorbitaria y la glabella. El individuo 52 conserva áreas de pequeño tamaño localizadas en la mitad del arco superciliar, sin contactar con el borde supraorbitario. En el individuo 46 se distinguen dos

pequeñas áreas situadas una en la parte superior del arco superciliar a nivel de la hendidura supraorbitaria y otra en su lado derecho próximo a la glabella. En cuanto a la actividad de reabsorción de hueso, los individuos 92 y 46 presentan áreas de pequeño tamaño situadas en la mitad del arco superciliar en la zona de contacto con la glabella, el individuo 144 presenta áreas en la parte inferior y el individuo 46 en la zona superior del arco superciliar a nivel de la hendidura supraorbitaria.

Glabela: Conserva áreas de formación de hueso que se distribuyen por toda la superficie como en el caso de los individuos 92, 342 y 144. El individuo 52 también presenta esta distribución pero en la mitad inferior de la glabella puesto que la mitad superior no conserva campos de actividad celular. En el individuo 98 hay un área de deposición de gran tamaño en la parte superior izquierda de la glabella que está en contacto con el arco superciliar y otro campo de menor tamaño también en la parte superior pero en el lado derecho de esta región. El individuo 46 sólo conserva un pequeño área de formación ósea en la zona de la sutura frontomaxilar. Además de estas áreas de formación se observan áreas de reabsorción ósea en el nivel medio de la glabella, en la zona próxima al arco superciliar derecho en los individuos 92 y 342 y en la parte izquierda de la sutura frontomaxilar en el individuo 144.

Hueso nasal: Presenta áreas de formación ósea desde la sutura frontonasal hasta el extremo final de este hueso (borde superior del orificio nasal). El individuo 52 conserva estas áreas por toda la superficie del hueso nasal, los individuos 98 y 342 en la mitad superior y en los individuos 92, 46 y 342 en la mitad inferior. Además de la formación también se han identificado áreas de reabsorción ósea en los individuos 98 y 92 localizadas en la parte superior de la sutura nasomaxilar sin contactar con la sutura frontonasal, que en el individuo 92 se extienden desde este punto hasta el borde del orificio nasal. Próximo a este borde también se ha identificado en los individuos 98 y 52 un área pequeña de reabsorción. El individuo 144 no conserva el hueso nasal.

Apófisis frontal del maxilar: Se caracteriza por la presencia, en todos los individuos excepto el 46, de áreas de formación de hueso que se distribuyen desde la sutura frontomaxilar hasta el cuerpo del maxilar. En el individuo 46, las áreas de deposición discurren por el borde infraorbitario hasta el cuerpo del maxilar y por la parte inferior de la sutura nasomaxilar. En los individuos 92, 46, 144 y 52 destaca la presencia de un área de reabsorción en la zona entre el borde infraorbitario y el borde del orificio nasal donde la apófisis contacta con el cuerpo del maxilar.



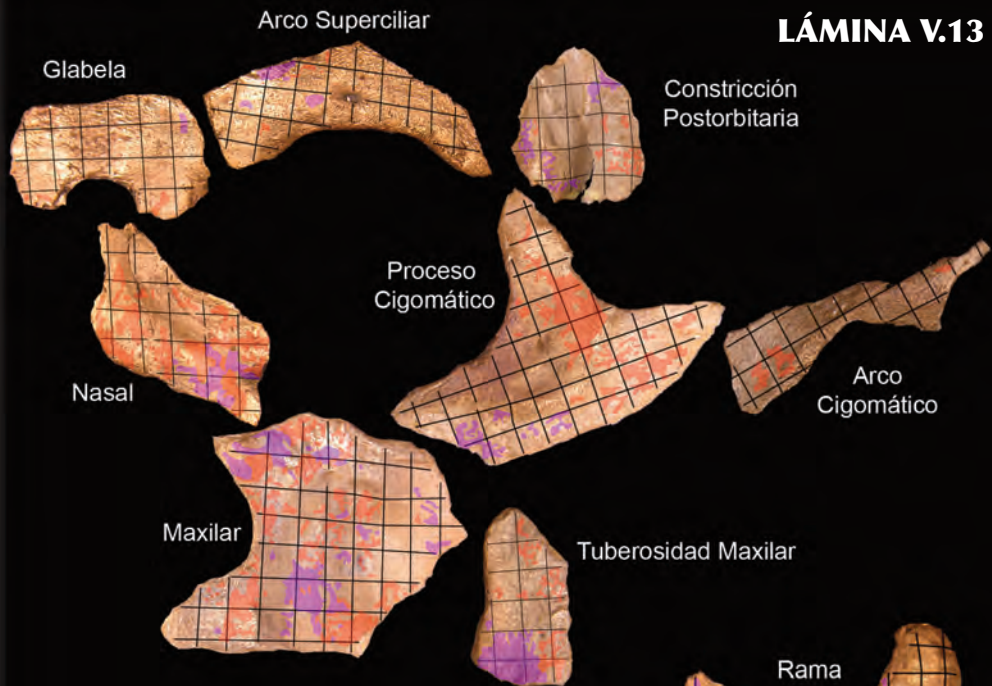
Individuo: 46 Edad: 38 años Sexo: Masculino

Colección: **Esqueletos Identificados (Coimbra)**

Lado replicado: **Izquierdo**

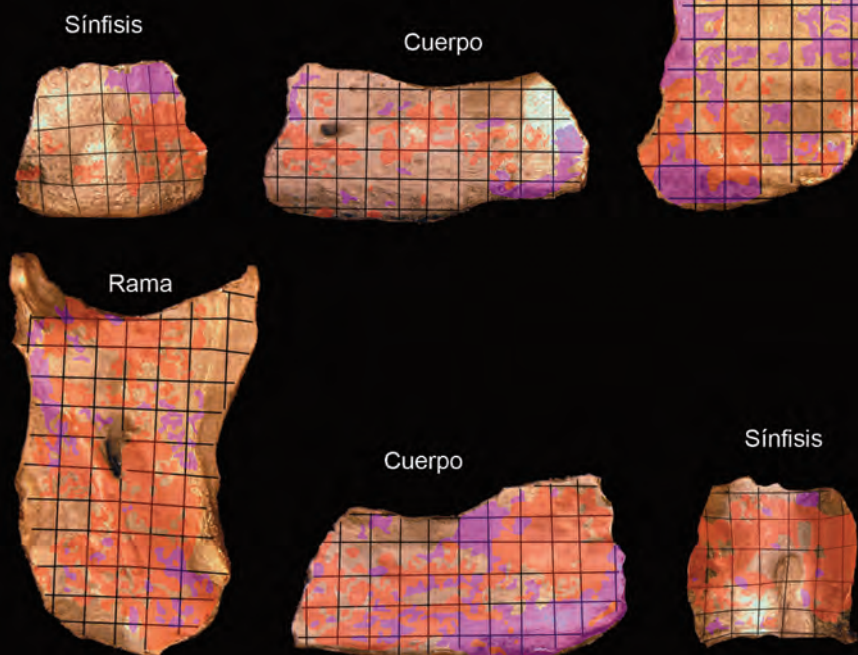
LÁMINA V.13

Esqueleto Facial



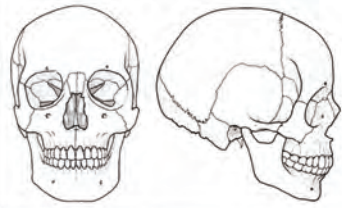
2 cm

Mandíbula
Superficie Bucal
Superficie Lingual



Además, los individuos 144 y 52 conservan un área de reabsorción en la sutura frontomaxilar y los individuos 92 y 342 una pequeña área en la parte media y próxima a la sutura nasomaxilar de la apófisis maxilar.

Cuerpo del maxilar: Los individuos 98, 46, 342, 144 y 52 conservan áreas de formación ósea que se extienden desde el contacto con la apófisis maxilar hasta el orificio infraorbitario. En los individuos 98 y 46 estas áreas de formación rodean por completo el orificio infraorbitario. Sin embargo, en el individuo 98, las áreas conservadas bordean el margen inferior del borde infraorbitario hasta llegar a la sutura cigomático-maxilar, mientras que en el individuo 46 llega hasta una zona próxima a esta sutura sin contactarla. Los individuos 92, 342, 144 y 52 muestran campos de formación que se extienden desde el contacto con la apófisis maxilar hacia la parte inferior del orificio infraorbitario. Estas áreas de formación ósea continúan su extensión hacia la parte superior de la sutura cigomáticomaxilar en el individuo 144, hacia la parte media de esta sutura en los individuos 342 y 52 y hacia su parte inferior en el individuo 52. Asimismo, en los individuos 92, 46 y 342 se observan áreas de formación en la zona de contacto con la apófisis frontal que se extienden bordeando el orificio nasal hasta llegar a la sutura intermaxilar. Las áreas de formación conservadas en el componente alveolar se localizan en los individuos 46 y 52 por debajo del orificio nasal, en 46 un área próxima a la tuberosidad maxilar, en los individuos 92 y 342 un áreas de formación desde la sutura intermaxilar hasta el nivel del orificio infraorbitario y en el individuo 342 se observa un área en un zona próxima a la tuberosidad maxilar. En el individuo 46 se observa un área de formación ósea próxima a la tuberosidad maxilar. La región correspondiente a la fosa canina conserva áreas de formación y de reabsorción. Todos los individuos presentan un área de formación de hueso por debajo del orificio infraorbitario, que en el caso de los individuos 98, 92, 46 y 52 se extiende hacia la tuberosidad maxilar. Los individuos 98 y 92 muestran áreas de reabsorción en la zona de la fosa canina situada a nivel del borde inferior del orificio nasal, desde donde se extienden hacia la tuberosidad maxilar y el componente alveolar situado por debajo. En el caso de los individuos 46 y 342 las áreas de reabsorción ocupan una banda vertical que se extiende desde una región de la fosa canina a nivel del borde inferior del orificio nasal hasta el borde del componente alveolar situada por debajo. En el individuo 52 aparece una pequeña área de reabsorción próxima al contacto con la tuberosidad maxilar. También se ha identificado reabsorción en la zona de contacto entre la apófisis y el cuerpo del maxilar en los individuos 92, 46, 144 y 52. Estas áreas se extienden en la zona situada por el nivel que



Individuo: **92** Edad: **27 años** Sexo: **Masculino**

Colección: **Esqueletos Identificados (Coimbra)**

Lado replicado: **Izquierdo**

Esqueleto Facial

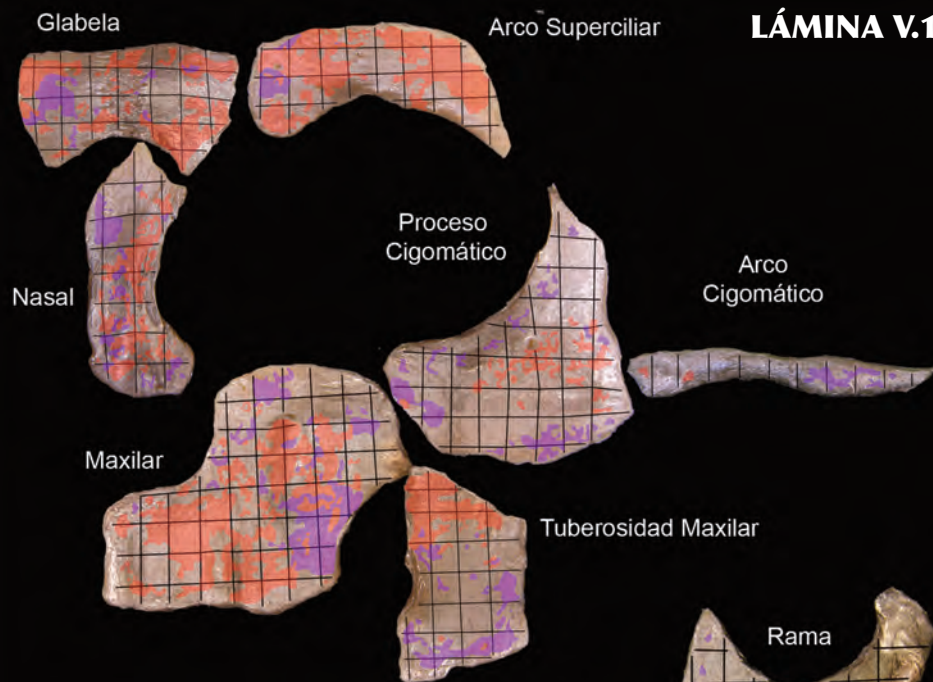
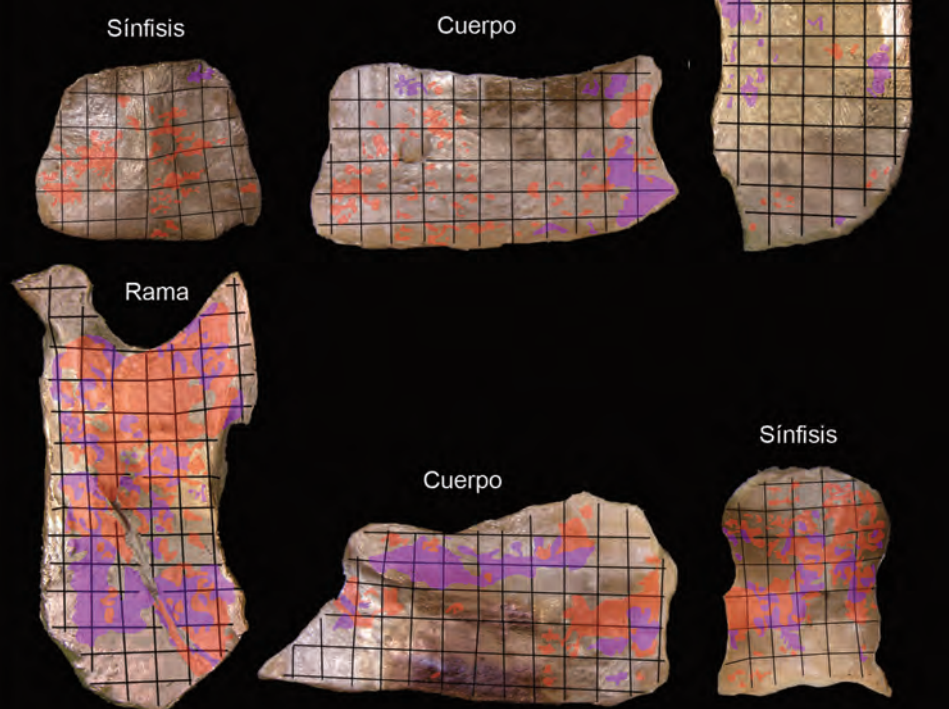


LÁMINA V.14

Mandíbula

Superficie Bucal

Superficie Lingual

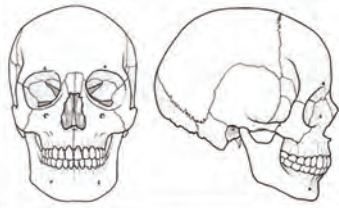


marca el borde inferior del orificio nasal, entre el orificio infraorbitario y el orificio nasal. Los individuos 46 y 144 presentan pequeñas áreas de reabsorción en la parte inferior de la sutura cigomáticomaxilar.

Tuberosidad maxilar: se caracteriza por la presencia de áreas de reabsorción de hueso en el componente alveolar de los individuos 46, 144, 342 y 92, que en el caso del individuo 342 se extienden hacia la parte posterior del cuerpo maxilar a nivel de la apófisis cigomática del maxilar. El individuo 52 presenta un área de reabsorción en el cuerpo maxilar a la altura de la apófisis cigomática del maxilar y el individuo 98 se observan áreas de reabsorción que se extienden verticalmente por la parte central de la tuberosidad maxilar desde el nivel de la apófisis frontal hasta el contacto con el componente alveolar. En cuanto a las áreas de formación de hueso, el individuo 92 conserva un gran área que cubre el cuerpo del maxilar, mientras que el individuo 342 presenta una pequeña área en la zona de contacto con la apófisis frontal, el individuo 52 una pequeña área al mismo nivel en el punto medio de la tuberosidad y el individuo 46 muestra áreas de formación en la mitad bucal del cuerpo maxilar. Asimismo, se observan áreas de formación en el componente alveolar de los individuos 98, 46 y 52, de modo que en 46 y 52 se localizan en contacto con el borde del lado lingual y en el individuo 98 se observan tres áreas en la mitad próxima al borde del lado bucal. El individuo 144 presenta un pequeño área de formación en la parte central del borde inferior de la tuberosidad.

Hueso cigomático: se caracteriza por la presencia de formación de hueso. Los individuos 98, 46 y 342 presentan formación en el borde orbitario desde la sutura frontocigomática hasta la parte superior del forámen cigomático facial. El individuo 144 conserva pequeñas áreas de formación en el borde orbitario, una cerca de la sutura frontocigomática y otra en la parte media y dos por encima del forámen cigomático facial. Desde el forámen cigomático facial la deposición de hueso se extiende hacia la sutura cigomáticomaxilar en los individuos 144 y 52. En el individuo 98 la formación de hueso discurre por el borde infraorbitario hasta llegar a la sutura cigomáticomaxilar y en el individuos 342 se identifica un área de formación próxima a esta sutura. Por otro lado, también se observa en 92, 46 y 52 áreas de deposición que se extienden desde el forámen cigomático facial hasta el inicio del proceso temporal en el individuo 52 y hasta la sutura temporocigomática en 92 y 46. En 342 hay una pequeña área de formación en el proceso temporal del hueso cigomático.

En cuanto a las áreas de reabsorción, el individuo 92 conserva reabsorción en la rama ascendente del proceso cigomático en una región para-



Individuo: **98** Edad: **24 años** Sexo: **Masculino**

Colección: **Esqueletos Identificados (Coimbra)**

Lado replicado: **Izquierdo**

LÁMINA V.15

Esqueleto Facial

Glabela

Arco Superciliar

Constricción
Postorbitaria

Nasal

Proceso
Cigomático

Arco
Cigomático

Maxilar

Tuberosidad Maxilar

2 cm

Rama

Sínfisis

Cuerpo

Mandíbula

Superficie Bucal

Rama

Cuerpo

Sínfisis

Superficie Lingual

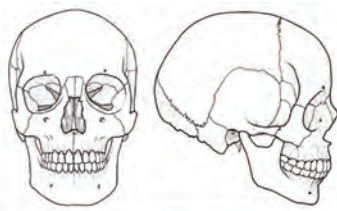
lela al borde orbitario, entre la sutura frotocigomática y la sutura cigomáticomaxilar y continúa por esta sutura hasta el borde inferior del hueso cigomático alcanzando la sutura temporocigomática. El resto de los individuos conservan áreas localizadas en puntos determinados. De este modo, los individuos 46 y 98 presentan un área de reabsorción que recorre una zona paralela al borde inferior del hueso cigomático, desde la sutura cigomáticomaxilar hasta alcanzar el nivel del forámen cigomático facial en el individuo 46 y la sutura temporocigomática en el individuo 98. El individuo 144 presenta reabsorción en una zona próxima al borde orbitario de la parte media de la rama ascendente del hueso cigomático y en la sutura temporocigomática. En los individuos 342 y 52 no se han identificado áreas de reabsorción.

Apófisis cigomática del hueso temporal: los individuos 98, 92, 46 y 342 presentan áreas de formación de hueso en la zona próxima a la sutura temporocigomática. Los ejemplares 46 y 342 presentan además un pequeño área en el extremo próximo al hueso temporal. También se han identificado áreas de reabsorción en la sutura temporocigomática del individuo 144 y en el extremo que próximo al hueso temporal del individuo 92. El individuo 52 no conserva campos de actividad celular.

Mandíbula

Región sinfisaria - superficie labial: La superficie labial de la sínfisis presenta una clara división de la reabsorción y deposición ósea. El componente alveolar conserva en el individuo 144 un área de reabsorción que se distribuye por toda la superficie de este componente, en el individuo 46 se observa un área que abarca desde la línea sinfisaria hasta el canino izquierdo, en los individuos 52 y 342 un pequeño área por debajo del canino derecho y en 92 un área por debajo del canino izquierdo. Además, los individuos 98, 52 y 342 muestran un pequeño área de formación de hueso desde los incisivos hasta el canino izquierdo.

En el componente basal predominan las superficies de deposición. Los individuos 98, 92 y 342 conservan áreas de deposición en las fosas mentonianas desde la línea sinfisaria hasta el nivel de los caninos, que en el caso de 98 se extiende hasta la zona de los tubérculos mentonianos. En 52, 144 y 46 sólo se conserva el área de formación de la fosa mentoniana izquierda y en 46 un pequeño área en la mitad de la fosa mentoniana derecha a nivel del canino. El triángulo mentoniano presenta superficies de deposición de hueso en la parte superior de los individuos 98, 342, 92, 52 y 144 y en las áreas laterales que contactan con las fosas mentonianas



Individuo: **144** Edad: **29 años** Sexo: **Femenino**

Colección: **Esqueletos Identificados (Coimbra)**

Lado replicado: **Izquierdo**

Esqueleto Facial

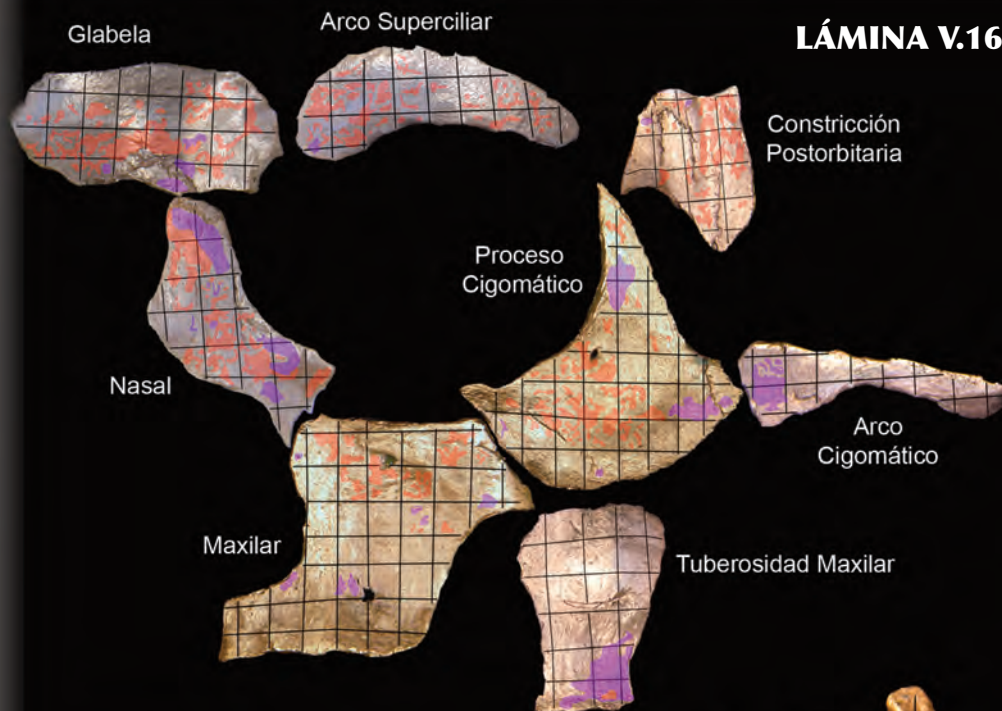
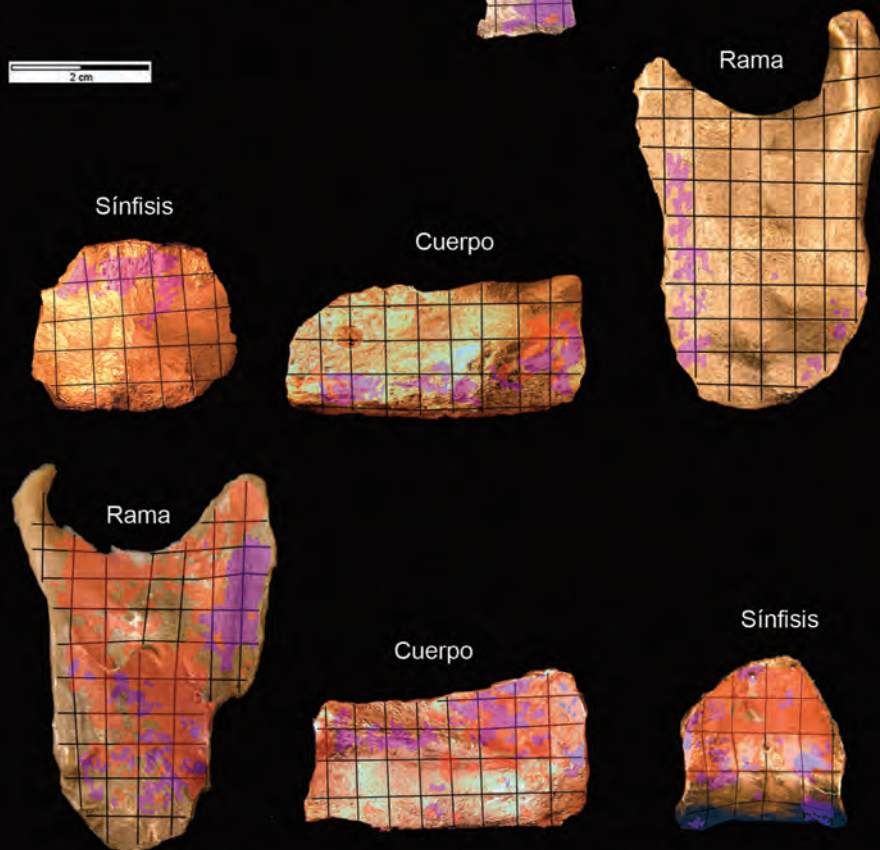


LÁMINA V.16

Mandíbula
Superficie Lingual Superficie Bucal

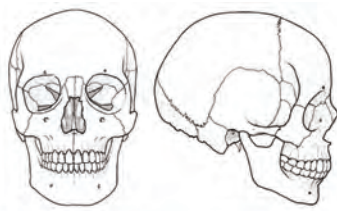


derecha de 144 y 46 e izquierda de 92, 52 y 46. Los individuos 342 y 144 son los únicos que conservan reabsorción ósea en el componente basal. En 342 se han identificado dos pequeñas áreas de reabsorción en la fosas mentonianas (derecha e izquierda), mientras que en el individuo 144 se observa una proyección del área de reabsorción del componente alveolar a nivel del incisivo lateral izquierdo que alcanza el vértice superior del triángulo mentoniano. Hay que destacar en el componente basal que la zona paralela al borde de la sínfisis no conserva microcaracterísticas de actividad celular

Región sinfisaria - superficie lingual: el componente alveolar conserva un área de deposición ósea por toda la superficie de los individuos 342, 144 y 46 y pequeñas áreas a nivel de los incisivos y del canino derecho de los individuos 98 y 92. Además de la formación de hueso, el individuo 144 presenta una pequeña área de reabsorción por debajo del incisivo central izquierdo y en el individuo 46 por debajo del incisivo lateral derecho. En el individuo 52 no se han identificado huellas de actividad celular en el componente alveolar.

En el componente basal, los individuos 92, 46, 342 y 144 muestran áreas de formación de hueso que se distribuyen desde el contacto entre el componente alveolar y el componente basal hasta el límite inferior de dicha zona, rodeando la zona de la fosa geni. En los individuos 98 y 52 las áreas de deposición también se encuentran entre el límite inferior del componente alveolar y la parte inferior de la zona de la fosa geni, pero localizada en la mitad izquierda desde la línea sinfisaria hacia la zona de los caninos. Por otro lado, la reabsorción ósea presenta una distribución distinta entre los distintos individuos. Así, en el individuo 52 se observa que la zona situada por encima de la fosa de la fosa geni presenta un gran área de reabsorción que abarca desde el canino derecho hasta la zona del canino izquierdo rodeando el área de formación que se encuentra en la mitad izquierda. También por encima de la fosa geni los individuos 98, 92 y 46 muestran pequeñas áreas de reabsorción cercanas a la línea sinfisaria, que en 92 y 144 se extienden lateralmente. En la mitad inferior del componente basal las áreas de reabsorción se localizan en 342, 144 y 52 por debajo de la fosa geni, en 144 en el lado derecho e izquierdo de esta fosa, y en 98, 92, 46 y 52 en su lado izquierdo. Al igual que ocurre en la superficie externa la zona paralela al borde de la región sinfisaria que incluye la fosa digástrica no conserva características de actividad celular.

Cuerpo mandibular - superficie bucal: la superficie bucal del componente alveolar conserva áreas de deposición desde el nivel del canino hasta la



Individuo: **52** Edad: **38 años** Sexo: **Femenino**

Colección: **Esqueletos Identificados (Coimbra)**

Lado replicado: **Izquierdo**

Esqueleto Facial

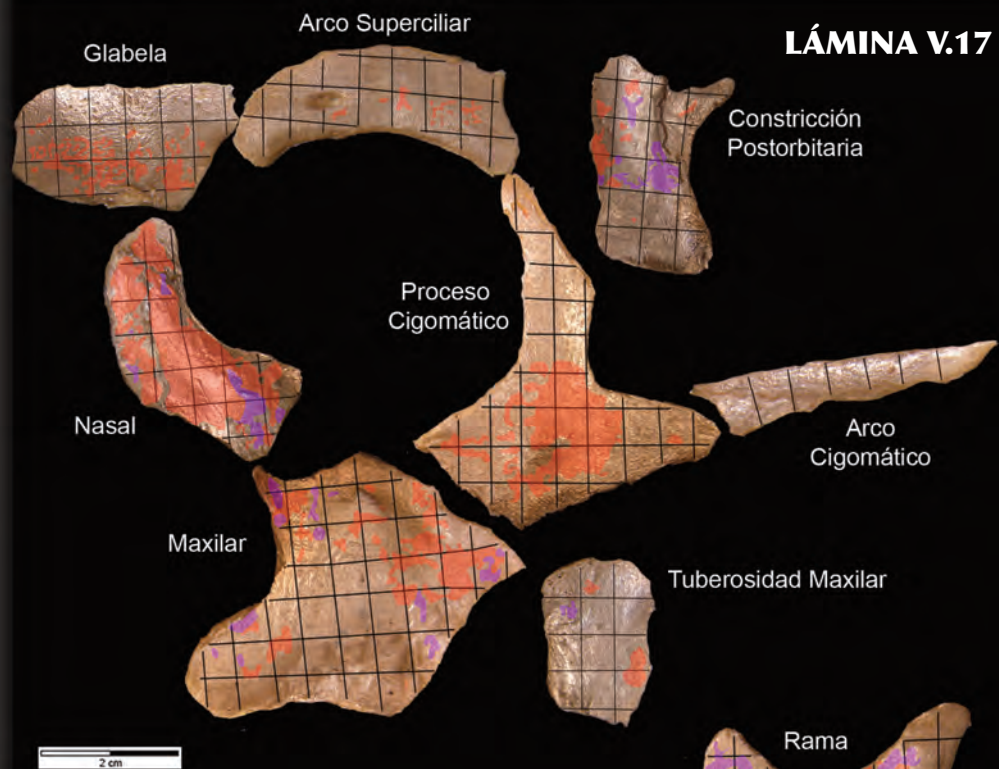
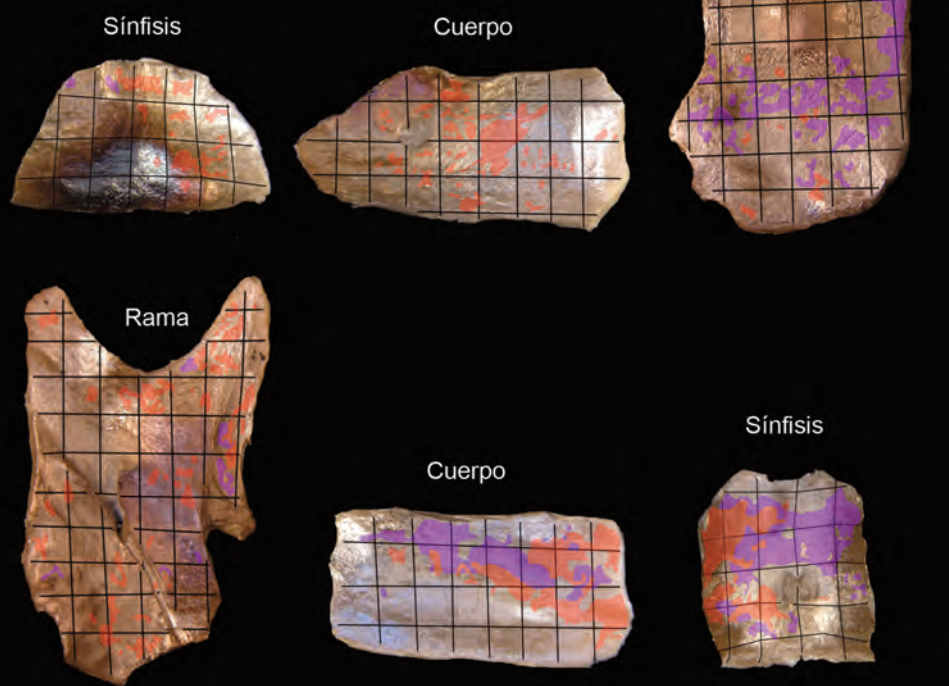


LÁMINA V.17

Mandíbula
Superficie Lingual Superficie Bucal

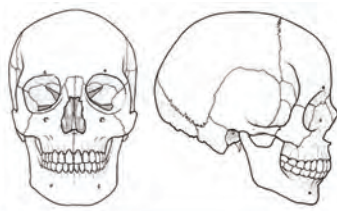


zona de los premolares en el individuo 98 y hasta el nivel de los molares en 342, mientras que en 92 y 52 se ha identificado un pequeño área a nivel del primer y segundo premolar, respectivamente. También se observan áreas de reabsorción en la parte anterior del cuerpo que contacta con la sínfisis en el individuo 46 y a nivel del foramen mentoniano en el individuo 92.

El componente basal de los individuos 98 y 342 conserva un gran área de formación ósea en la parte anterior del cuerpo que continúa con el área descrita en la región sinfisaria. Este área de deposición ocupa desde el contacto con el componente alveolar hasta la zona situada por encima del platismo y se extiende posteriormente rodeando el foramen mentoniano hasta el nivel del primer molar. En este punto el área de formación se estrecha y se proyecta hacia la protuberancia lateral por la región media del cuerpo mandibular. En los individuos 92 y 46 las áreas de deposición conservadas también se continúan con la formación ósea observada en la sínfisis y se localizan en el área comprendida entre el componente alveolar y el borde inferior del cuerpo, desde la sínfisis hasta el nivel del primer molar, rodeando el foramen mentoniano. A partir del primer molar, en el individuo 92 sólo se conservan las áreas de deposición que discurren por la mitad inferior del cuerpo hasta llegar a la zona de contacto con el cuerpo; en el individuo 46 las áreas continúan por detrás del foramen mentoniano hasta la protuberancia lateral; en 52 las áreas de formación se encuentran alrededor del foramen mentoniano y por detrás del cual se extienden, en la zona comprendida entre el componente alveolar y el borde basal, hasta llegar a la protuberancia lateral y en el individuo 144 las áreas de formación se encuentran una en el platismo y otra en la parte media de la protuberancia lateral.

Las áreas de reabsorción conservadas se extienden en los individuos 98 y 144 por la región paralela al borde del cuerpo, desde el nivel del foramen mentoniano hasta la zona de contacto con la rama. En los individuos 46 y 342 hay una pequeña área de reabsorción a nivel del foramen mentoniano y en los individuos 92 y 46 se observa un área de reabsorción de gran tamaño en la zona de contacto con la rama, por debajo de la protuberancia lateral. El individuo 52 no presenta reabsorción en la parte bucal del cuerpo.

Cuerpo mandibular - superficie lingual: el componente alveolar de la superficie lingual conserva en la parte anterior al foramen mentoniano áreas de formación ósea que se continúan con las descritas en la región sinfisaria, que en los individuos 46, 342 y 52 se extienden hasta los premolares y en 98 y 144 hasta el primer molar. En el individuo 92 se observan



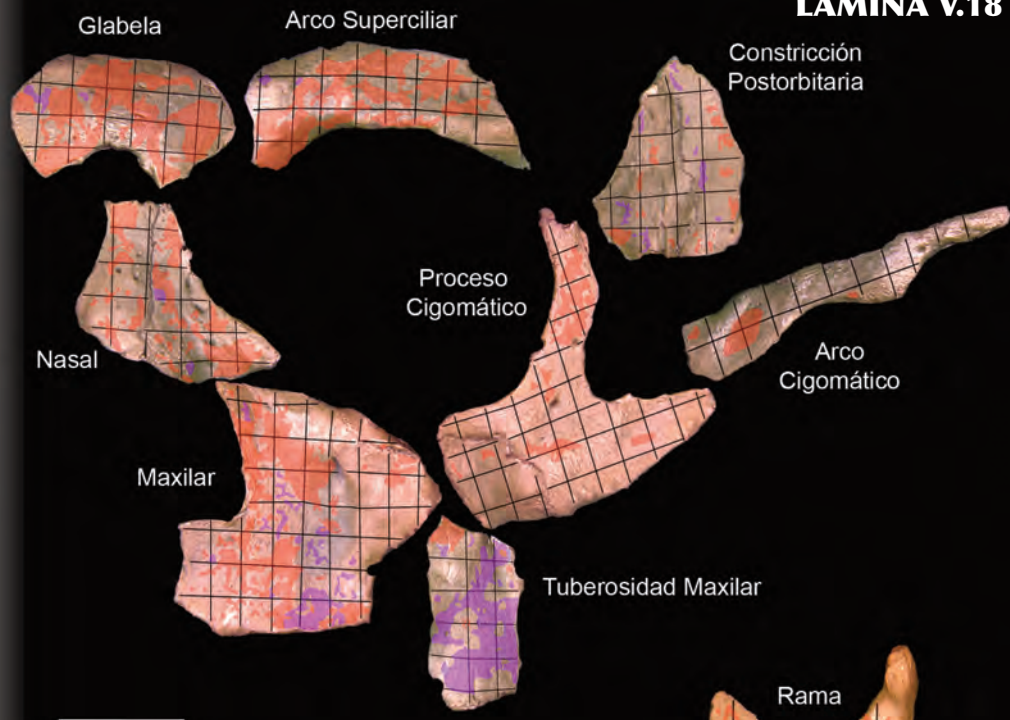
Individuo: **342** Edad: **28 años** Sexo: **Femenino**

Colección: **Esqueletos Identificados (Coimbra)**

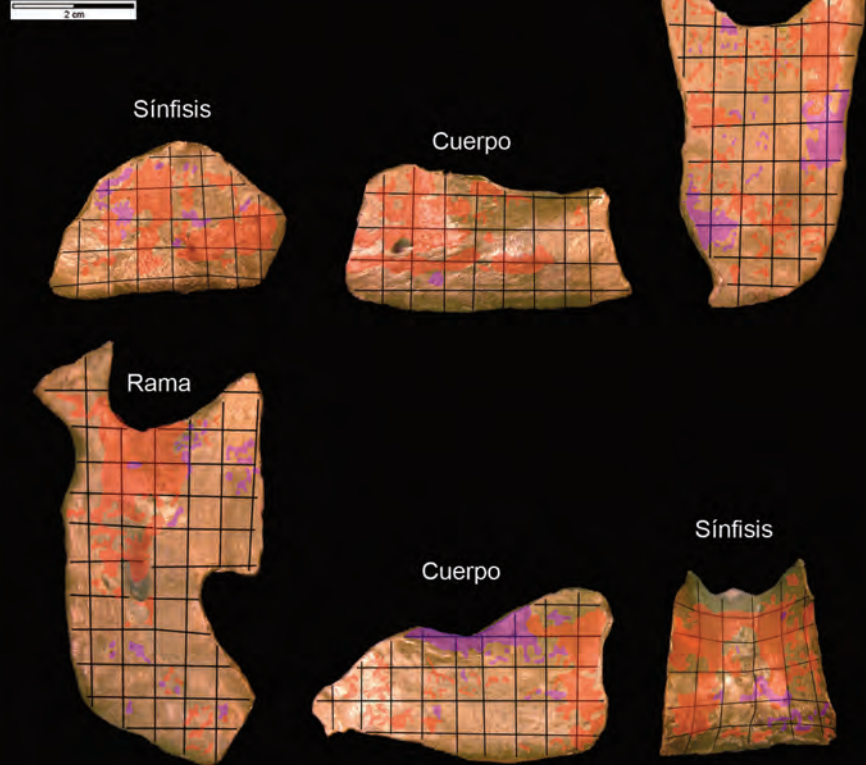
Lado replicado: **Izquierdo**

LÁMINA V.18

Esqueleto Facial



Mandíbula
Superficie Lingual
Superficie Bucal



dos áreas de formación por debajo del primer premolar y dos áreas por debajo del segundo molar. En cuanto a la reabsorción de hueso, en los individuos 46, 342 y 52 esta actividad celular se conserva en una región que se extiende desde los premolares, por detrás del campo de formación ósea, hasta la región de los molares. Esta misma distribución también se observa en 144 donde la zona de los premolares presenta un mosaico de áreas de formación y reabsorción ósea. En la región molar de 98 y 144 se han identificado áreas de reabsorción.

El componente basal de los individuos 98, 46, 342, 144 y 52 conserva áreas de formación ósea localizadas en la parte anterior de la fosa sublingual, desde el contacto con la sínfisis hasta el primer y/o segundo premolar. En los individuos 98, 46 y 52 este área de formación se extiende a lo largo de la línea milohioidea hasta el contacto con la rama, mientras que en 92, 342 y 144 el campo de formación no es continuo, sino que aparecen áreas de pequeño tamaño a lo largo la línea milohioidea. La fosa submandibular presenta áreas de deposición en un área paralela, por debajo de la línea milohioidea en el individuo 98, ocupando prácticamente toda la fosa submandibular en 46, pequeñas áreas en la zona próxima al contacto con la rama en 342 y pequeñas áreas próximas al borde del cuerpo a nivel del primer premolar, primer molar y segundo premolar en 46, 342 y 144.

En cuanto a la actividad de reabsorción ósea, los individuos 98, 92, 342, 144 y 52 conservan en la fosa sublingual un área alargada que se extiende paralelamente desde el segundo premolar hasta el segundo molar. En este punto contacta con el área de reabsorción de la línea milohioidea que se extiende hasta la zona de contacto con la rama. En la región molar de los individuos 98, 144 y 52 estas áreas se extienden hacia el componente alveolar. En el caso del individuo 46 existe un gran área de reabsorción que discurre paralelo al borde inferior del cuerpo mandibular desde la zona de contacto con la sínfisis hasta la zona del segundo premolar-primer molar. También se observan áreas de pequeño tamaño próximas al borde inferior del cuerpo en la región de los molares del individuo 46 y del individuo 98.

Rama mandibular - superficie bucal: todos los individuos (98, 92, 46 y 52) conservan áreas de reabsorción ósea en la superficie bucal de la apófisis coronoides. En el ejemplar 98, este área ocupa una zona comprendida entre la escotadura sigmoidea y el borde anterior de la rama, que se extiende desde la punta de la apófisis coronoides hasta el comienzo de la línea oblícu externa. En los individuos 46 y 144, hay una banda de reabsorción que discurre paralela al borde anterior de la rama, desde la mitad del borde anterior hasta la parte inferior de la protube-

rancia lateral (sin llegar al borde inferior de la rama), donde contacta con la reabsorción descrita a este nivel en el cuerpo mandibular. Los individuos 92, 46 y 52 muestran áreas de reabsorción de pequeño tamaño distribuidas en la punta de la apófisis coronoides, mientras que en 92, 342 y 52 se conservan áreas en la zona que comprenden la línea oblícuca externa y el inicio de la protuberancia lateral, y en 92 y 342 en la escotadura sigmoidea. Por otro lado, el individuo 98 presenta un gran áreas de reabsorción en la parte central de la fosa masetérica, mientras que en los individuos 46 y 52 se observa una banda horizontal que se extiende desde el borde anterior hasta el borde posterior de la rama, a nivel del inicio de la protuberancia lateral. En estos dos últimos individuos se observan pequeñas áreas por debajo de esta banda hasta llegar al borde del gonion. En el individuo 98 se observa un área en el borde inferior de la rama a nivel de la escotadura sigmoidea y en 144 pequeñas áreas en el gonion. También se han conservado áreas de reabsorción en la parte posterior de la superficie labial de la rama localizadas en el cuello del cóndilo de los individuos 98, 46 y 52, a lo largo del borde posterior de la rama de 52, o bien en la región media del borde posterior en los individuos 46 y 342.

En cuanto a la actividad de formación de hueso, el individuo 342 conserva pequeñas áreas en la mitad superior de la rama, entre el borde anterior de la rama hasta el borde posterior. El borde posterior de la rama muestra un gran área en el cuello del cóndilo que discurre paralela hasta la mitad del borde posterior de la rama. Asimismo, el individuo 342 presenta áreas de deposición en la protuberancia lateral y en la parte inferior de la fosa masetérica hasta el borde del gonion. También se observan pequeñas áreas de formación dispersas por la punta de la apófisis coronoides y en la parte central de la fosa masetérica en el individuo 98, en el borde de la escotadura sigmoidea en 98 y 92, en la zona de contacto con el cuerpo mandibular en 98 y 46 y en el borde inferior de la rama y gonion en 98, 92, 46 y 52. Hay que destacar en el individuo 98 la presencia de un área de deposición de gran tamaño que se extiende paralelamente al borde posterior de la rama y que se extiende desde el cuello del cóndilo y el borde posterior hasta el gonion. El individuo 144 no conserva ningún área de formación ósea.

Rama mandibular - superficie lingual: los individuos 98, 342 y 144 conservan un área de reabsorción en la superficie lingual de la apófisis coronoides desde el borde anterior de la rama hasta la cresta endocoronoidea. Este área se extiende desde el nivel de la escotadura sigmoidea hasta la mitad del borde anterior de la rama en 342 y hasta una zona situada por encima de la fosa retromolar en 98 y 144. En el

individuo 52 la reabsorción se localiza en la región superior a la fosa retromolar, en los individuos 92 y 342 se observan pequeñas áreas de reabsorción por detrás de la cresta temporal hasta la escotadura sigmoidea y en 92 y 46 hay áreas de reabsorción en el cuello del cóndilo que se extienden por el borde posterior de la rama hasta el foramen mandibular. También se conservan en los individuos 98, 92, 46 y 144 áreas de reabsorción en la superficie comprendida entre la zona contacto con el cuerpo y la línea milohioidea. La región del gonion presenta en el individuo 98 áreas de reabsorción en una zona comprendida entre el surco milohioideo y el borde posterior de la rama desde el nivel del foramen mandibular hasta el borde inferior de la rama, en los individuos 92 y 144 se extienden hasta la primera tuberosidad pterigoidea y en los individuos 46 y 342 se observan cuatro áreas de pequeño tamaño en la parte central de esta área.

En cuanto a la deposición ósea, los individuos 92, 46, 342 y 144 conservan áreas en la región comprendida entre la cresta endocoronoidea y el borde posterior de la rama y se extiende desde la escotadura sigmoidea hasta el foramen mandibular. En los individuos 92, 46 y 144 este área de deposición se extiende por encima de la línea milohioidea hasta la zona de contacto con el cuerpo. En los individuos 98 y 52 se observan áreas de menor tamaño localizadas en el cuello del cóndilo, por debajo de la escotadura sigmoidea y alrededor del foramen mandibular. También se observa un área de formación en la punta de la apófisis coronoides en el individuo 144, en la superficie comprendida entre el borde anterior de la rama y la cresta endocoronoidea por encima del área de reabsorción en 52 y en la región del gonion (por debajo de la línea milohioidea) en 92, 46, 144 y 52.

4. Patrones de modelado óseo común y variabilidad

Esqueleto Facial: Patrones de Modelado Óseo Común

El esqueleto facial de los individuos inmaduros de *Homo sapiens* (Figura 5.4) tiene un patrón de modelado específico, caracterizado por la presencia de un gran campo de formación de hueso que se extiende por el arco superciliar, la glabella, los huesos nasales, la apófisis frontal del maxilar y el hueso cigomático, así como un pequeño campo en el borde inferior del orificio nasal. Asimismo, se observan pequeños campos de formación en el borde lateral del hueso nasal, en la parte superior del foramen infraorbitario y por debajo de éste en la vertical del borde inferior del orificio nasal. Los *Homo sapiens* inmaduros también se caracterizan por la presencia de un gran campo de reabsorción, que se extiende desde

el borde infraorbitario hasta el componente basal ocupando la sutura cigomáticomaxilar, la región del foramen infraorbitario, el borde del orificio nasal, la fosa canina y todo el componente alveolar.

El patrón de modelado de los adultos de *Homo sapiens* (Figura 5.5) es relativamente similar al de los inmaduros. En general, los individuos adultos presentan campos de formación de hueso que se extienden por el arco superciliar, la glabella, el hueso nasal, la mitad superior de la apófisis frontal maxilar, la región situada por debajo del orificio nasal, la mitad superior del maxilar y el hueso cigomático. También presentan actividad de reabsorción ósea, particularmente en el cuerpo del maxilar donde presentan un campo que se extiende desde el componente alveolar a nivel del canino hasta la sutura cigomáticomaxilar, cubriendo el área correspondiente a la fosa canina sin alcanzar el foramen infraorbitario y la parte superior de la tuberosidad maxilar. Este campo de reabsorción se prolonga por el borde inferior del hueso cigomático y de su apófisis temporal hasta la sutura temporocigomática y continúa por el borde inferior de la apófisis cigomática del hueso temporal. A nivel de las suturas cigomáticomaxilar y temporocigomática, el campo de reabsorción se prolonga hasta el punto medio. Asimismo, el esqueleto facial presenta campos de reabsorción. Uno de ellos próximo al borde supraorbitario en la zona de contacto de la glabella y el arco superciliar. Otro campo se encuentra en la apófisis frontal del maxilar, que abarca la superficie comprendida entre el borde infraorbitario y el orificio nasal, extendiéndose desde una zona próxima al extremo final de la sutura nasomaxilar hasta aproximadamente el punto medio del borde del orificio nasal. Un tercer campo en el cuerpo del maxilar en contacto con el ángulo del borde lateral e inferior del orificio nasal y un último campo en la apófisis frontal del hueso cigomático en contacto con el extremo inferior del borde lateral orbitario.

El patrón de modelado óseo común –PMOc– de los individuos inmaduros muestra una distribución clara de los campos de crecimiento, de modo que toda la superficie es de formación excepto la región comprendida entre el borde infraorbitario y el componente alveolar, cubriendo la fosa canina. En los individuos adultos se observa una reducción de los campos de reabsorción que se localizan en la fosa canina, en el borde inferior del maxilar y hueso cigomático y un campo en la apófisis frontal del maxilar. Las diferencias entre estos patrones nos indica que el crecimiento de la cara ocurre fundamentalmente hacia delante en la parte superior y hacia atrás en la parte inferior, al tiempo que se produce un

**Esqueleto facial:
Inmaduros vs. Adultos**

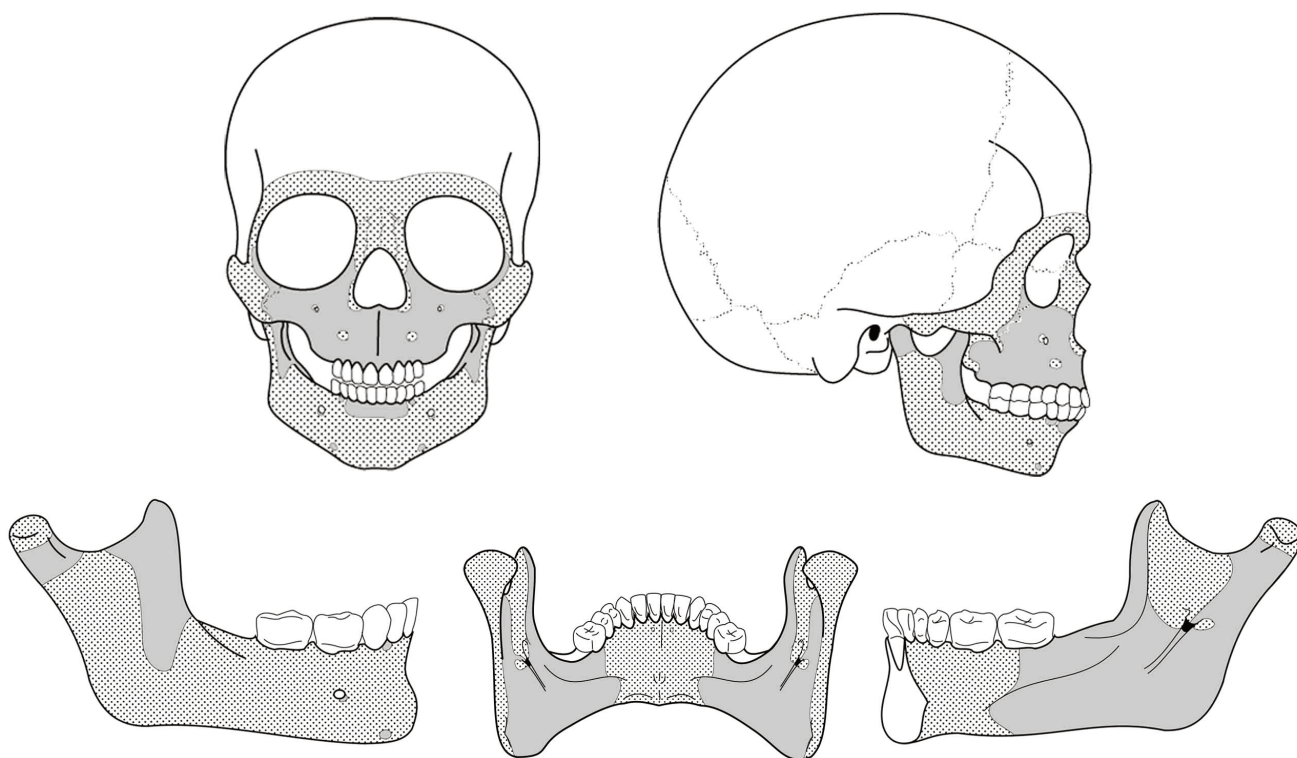


Figura 5.4. Patrón de modelado óseo común de los ejemplares inmaduros de *Homo sapiens*.

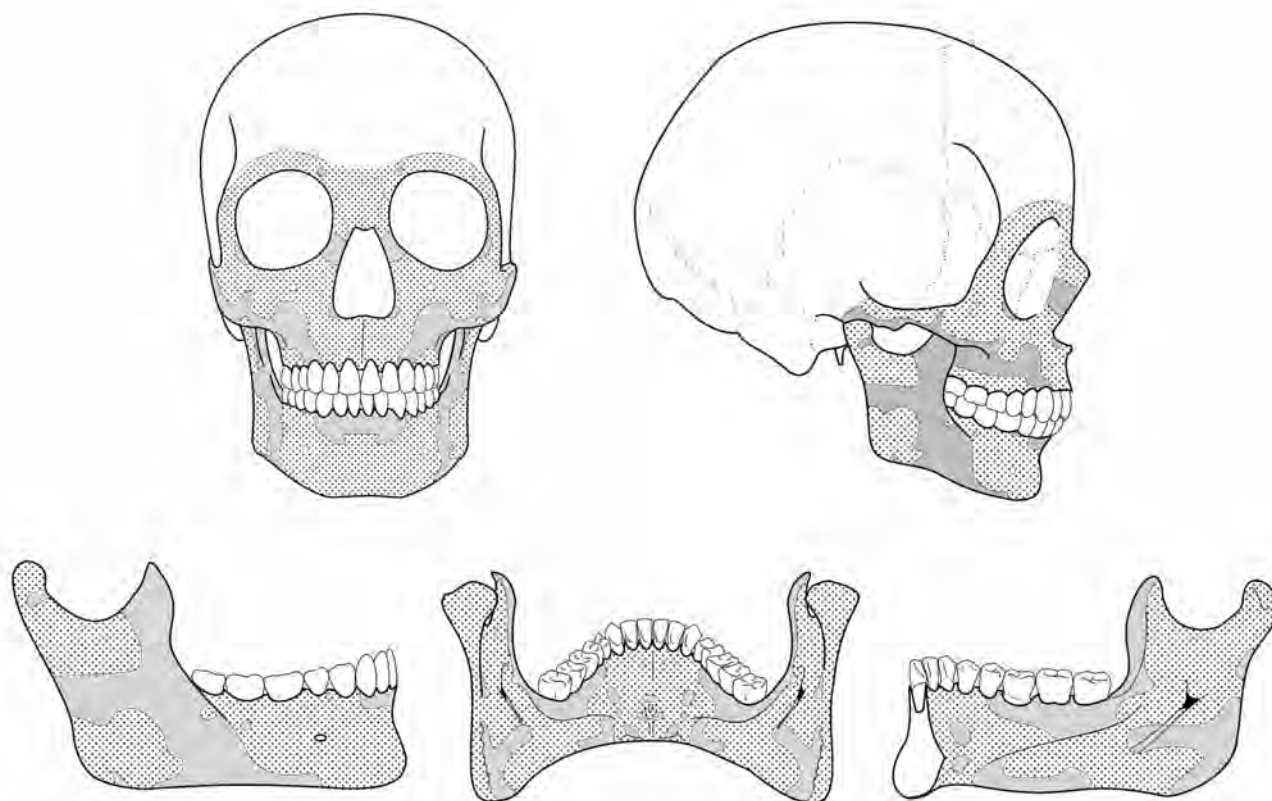


Figura 5.5. Patrón de modelado óseo común de los ejemplares adultos de *Homo sapiens*.

crecimiento hacia abajo. Sin embargo, en el periodo adulto las modificaciones postpuberales anteriores se observan en gran parte de la cara, mientras que la fosa canina y el borde inferior de la maxilar y del hueso cigomático presentan modificaciones en la parte posterior.

Estos PMOc muestran la existencia de campos comunes a todos o a la mayoría de los individuos. De este modo, permiten conocer la distribución específica de los campos de formación y reabsorción propios del esqueleto facial de nuestra especie, asociados con los procesos de crecimiento y la morfología derivada. Sin embargo, los PMO individuales muestran diferencias locales respecto al PMOc que nos informan sobre las regiones faciales con mayor variabilidad intraespecífica. A continuación, se señalan las diferencias encontradas en la muestra de *Homo sapiens*.

Esqueleto facial: Variabilidad

La región superior de la cara, aunque se caracteriza por los campos de formación de hueso, muestra pequeños campos de reabsorción situados en la zona de contacto arco superciliar-glabella en el individuos 101 (12 años, femenino; Lámina V.8), en la parte superior del arco superciliar próximo a la glabella en el ejemplar 46 (38 años, masculino; Lámina V.13) y en la zona próxima a la sutura frontonasal en los individuos 101, 218 (10 años, femenino; Lámina V.7) y 144 (29 años, femenino; Lámina V.16). Además, el individuo inmaduro 100A (11 años, masculino; Lámina V.12) presenta un campo de reabsorción en la parte inferior del arco superciliar. Este campo realmente se localiza en el “techo” orbitario del hueso frontal caracterizado por reabsorción (Enlow, 1982) y, por tanto, no puede considerarse como una variación respecto del PMOc.

Las variaciones individuales respecto al PMOc de la constricción postorbitaria implican la presencia de campos de reabsorción de hueso en la sutura esfenofrontal de los individuos 100A, 284 (17 años, femenino; Lámina V.9), 342 (28 años, femenino; Lámina V.18) y 52 (38 años, femenino; Lámina V.17) y un grupo de pequeños campos de reabsorción en la sutura esfenocigomática del individuo 101. La presencia de un grupo de campos de reabsorción en el hueso esfenoides del individuo 46 no implica una variación respecto al PMOc sino que responde al hecho de que se ha mostrado la región del hueso esfenoides con crecimiento endocraneal, relacionado con la concavidad característica de esta área.

La región nasal –huesos nasales y la apófisis frontal del hueso maxilar– se caracteriza por los campos de formación de hueso, aunque en los adultos

aparece un campo de reabsorción en la zona donde contactan la apófisis frontal y el cuerpo del hueso maxilar. Las variaciones más notorias consisten en la presencia de un campo de reabsorción en la sutura frontomaxilar de los individuos 100 (7 años, masculino; Lámina V.10), 100A, 144 y 98 (24 años, masculino; Lámina V.15). Este campo podría estar relacionado con el cambio de plano más marcado de esta parte de la apófisis hacia el saco lacrimal en estos especímenes, acentuando la proyección anterior del hueso nasal. Además, los individuos 100A, 126 (8 años, masculino; Lámina V.11), 98 y 92 (27 años, masculino; Lámina V.14) presentan un campo de reabsorción en el área de la sutura internasal.

El hueso maxilar es una de las regiones faciales con mayor variabilidad intraespecífica en los individuos inmaduros que se caracterizan por la reabsorción ósea y que presentan campos de formación ósea con distinta distribución. De este modo, se observan campos de formación en el componente alveolar a nivel del incisivo lateral-canino de los individuos 100 y 126. Estos campos, así como un campo próximo a la tuberosidad maxilar presente en el espécimen 100 podrían estar relacionados con el crecimiento de los dientes. Por otra parte, el individuo 100A presenta un campo de formación ósea en la parte inferior del foramen infraorbitario que contacta con el área de formación a nivel del borde inferior del orificio nasal registrado en el PMOc. Resulta interesante que este campo está asociado con una depresión a modo de surco de perfil suave observado en este individuo. A diferencia del grupo de menor edad, la variabilidad con respecto al PMOc en los individuos adultos es mínima y consiste en la presencia en los individuos 98 y 342 de campos de formación de hueso en la zona de contacto de la apófisis frontal con el cuerpo del maxilar.

El hueso cigomático es una de las regiones faciales más constantes respecto a la distribución de los campos de crecimiento, aunque se encuentra cierta variabilidad en la extensión del campo de reabsorción. En los individuos inmaduros 126 y 100A este campo discurre por el borde infraorbitario desde la sutura cigomáticomaxilar hasta el nivel del foramen cigomático, mientras que en el espécimen 100 el campo de reabsorción se encuentra situado en el borde orbitario próximo a la sutura frontocigomática. Los individuos adultos presentan variaciones similares con campos de reabsorción a lo largo del borde orbitario desde la sutura cigomáticomaxilar hasta la sutura frontocigomática en el individuo 92 y un campo próximo a la sutura frontocigomática en el individuo 144. Por otro lado, los individuos 342 y 52 destacan por la ausencia de los campos de reabsorción del borde inferior del hueso cigomático registrados en el PMOc. No obstante, hay que señalar que la superficie ósea de

este área se encuentra erosionada, impidiendo observar las microestructuras de actividad celular y por lo tanto no sabemos con certeza si existe o no variación. El estudio de la variabilidad en el arco cigomático es difícil debido a que la superficie presenta un elevado grado de erosión en todos los ejemplares. Los campos conservados corresponden principalmente a formación de hueso, excepto en el individuo adulto 92 que presenta campos de reabsorción en la región de la apófisis cigomática del hueso temporal.

El patrón de modelado óseo común de las mandíbulas de *Homo sapiens* inmaduros estudiadas en esta tesis se muestra en la Figura 5.4. Dada la complejidad del patrón, la descripción se ha realizado por regiones, comenzando por la región sinfisaria, para después describir el cuerpo y finalizar por la rama mandibular. La superficie labial de la región sinfisaria se caracteriza por la presencia de campos de formación de hueso en el componente basal, localizados en las fosas mentonianas y el triángulo mentoniano. Además, se observa un campo de reabsorción ósea localizado en el componente alveolar por debajo de los incisivos centrales y laterales. Por su parte, la superficie lingual de la sínfisis presenta un patrón más simple con campos de formación ósea cubriendo toda su superficie. En el cuerpo mandibular, la superficie bucal muestra campos de formación en el componente alveolar y basal desde la región sinfisaria hasta la zona de contacto con la rama. En esta región, los campos de reabsorción son escasos y se encuentran localizados en la parte anterior del foramen mentoniano y en la proximidad del borde inferior del cuerpo a nivel del canino. La superficie lingual del cuerpo muestra un gran campo de formación de hueso que se extiende por la fosa sublingual desde el contacto con la región sinfisaria hasta el nivel del primer molar y por la fosa submandibular desde la sínfisis hasta el nivel del segundo premolar. La actividad de reabsorción ósea se extiende por toda la parte posterior del cuerpo, abarcando las fosas sublingual y submandibular, y continúa en la rama. El patrón de la rama mandibular se caracteriza, en su superficie bucal, por la presencia de un gran campo de formación que se extiende por la fosa triangular, la fosa masetérica, el borde posterior de la rama, el gonion y la zona de contacto con el cuerpo mandibular. También presenta un área de reabsorción que se extiende por la apófisis coronoides y el borde anterior de la rama ampliándose hasta la parte central de la rama, así como un campo de reabsorción en el cuello del cóndilo. En la rama, la superficie lingual muestra campos de formación de hueso en el área comprendida entre

Mandíbula:
Patrones de Modelado
Óseo Común

la cresta endocoronoidea y la fosa triangular, desde el ápice de la apófisis coronoides hasta el nivel del extremo inferior del borde anterior de la rama. Asimismo, presenta un campo de reabsorción que se extiende por el área comprendida entre el borde anterior de la rama y la cresta endocoronoidea, así como por la zona de contacto con el cuerpo mandibular, la región inferior al foramen mandibular hasta el borde inferior de la rama, el gonion, el área entre el foramen y el borde posterior de la rama y el cuello del cóndilo.

En lo que respecta a los ejemplares adultos de *Homo sapiens*, el patrón de modelado óseo común (Figura 5.5) muestra, en la superficie labial de la región sinfisaria, campos de formación de hueso en el componente basal y un campo de reabsorción en el componente alveolar entre los caninos. Por su parte, la superficie lingual de la sínfisis presenta toda la superficie cubierta por campos de formación de hueso, exceptuando un campo de reabsorción en la línea sinfisaria por encima de la fosa geni, dos pequeños campos de reabsorción por debajo de la fosa geni, uno a nivel del incisivo central izquierdo y otro a nivel del incisivo central derecho, y dos campos próximos al borde inferior de la sínfisis a nivel de cada uno de los caninos. En el cuerpo mandibular, la superficie bucal presenta campos de formación de hueso en el componente alveolar y basal desde la sínfisis hasta el nivel del tercer molar. También se observa un campo de reabsorción continuo, que se extiende por el borde inferior del cuerpo y la rama mandibular desde el foramen mentoniano hasta el ápice de la apófisis coronoides. Este campo se ensancha a nivel del primer molar, alcanzando la línea oblicua externa desde donde se extiende posteriormente cubriendo la protuberancia lateral y la zona de contacto cuerpo-rama, desde el borde superior al inferior del cuerpo. Además, la superficie bucal del cuerpo muestra un campo de reabsorción próximo al componente alveolar por debajo del segundo molar y a la altura del borde superior del foramen mentoniano. Por su parte, en la superficie lingual del cuerpo mandibular se aprecia un campo de formación de hueso en el componente alveolar, extendiéndose desde la región sinfisaria hasta el segundo premolar.

El componente basal presenta un campo de formación ósea en la fosa sublingual, que se extiende desde la sínfisis hasta el segundo premolar y desde este nivel se prolonga entre el componente alveolar y la línea milohioidea hasta el segundo molar. Asimismo, se observa un campo de formación en la fosa submandibular que se extiende entre la línea milohioidea y un área paralela al borde inferior del cuerpo desde el primer molar hasta la rama. En cuanto a la reabsorción de hueso, el componente

alveolar presenta un campo desde el segundo premolar hasta la rama, que a nivel del segundo y tercer molar se extiende por la fosa sublingual hasta alcanzar la línea milohioidea. También se observan dos campos por debajo del primer premolar en la parte media del cuerpo mandibular y un campo en la fosa submandibular, a nivel del segundo premolar, desde la línea milohioidea hasta el borde inferior del cuerpo desde donde se extiende por el borde inferior hasta el nivel del tercer molar. En la rama mandibular, la superficie bucal presenta dos campos de formación de hueso, uno en la mitad inferior de la fosa masetérica y la región del gonion y otro en la parte superior de la rama que ocupa la fosa triangular, el cóndilo y el borde posterior hasta su punto medio. En el lado bucal aparece un campo de reabsorción que se extiende desde el cuerpo hacia la parte anterior de la rama y desde la punta de la apófisis coronoides hasta el borde inferior de la rama, alcanzando el nivel de la parte anterior de la fosa triangular y el punto medio del borde inferior. Este campo de reabsorción se prolonga a nivel del extremo inferior del borde anterior de la rama hasta contactar con el borde posterior abarcando un área entre el punto medio del borde posterior de la rama y el nivel de la zona de contacto del componente alveolar y basal del cuerpo mandibular. Asimismo, se observa un campo en el cuello del cóndilo, desde su borde anterior hasta la cresta ectocondílea y un pequeño campo en el borde inferior de la rama a nivel del punto medio de la escotadura mandibular.

La superficie lingual de la rama muestra un campo de formación que se extiende desde la fosa submandibular del cuerpo hacia la mitad anterior de la región del gonion, la zona de contacto con el cuerpo a nivel del foramen mandibular y la mitad superior de la rama, desde la cresta endocondílea hasta el borde posterior de la rama y cóndilo. Asimismo, se observa la continuación del campo de reabsorción del componente alveolar del cuerpo por el área comprendida entre el borde anterior de la rama y la cresta endocoronoidea alcanzando la punta de la apófisis. También aparece un campo de reabsorción desde el punto medio del borde posterior de la rama hasta el borde inferior de la rama a nivel del foramen mandibular, ocupando la región del gonion. La parte media de este campo se prolonga, de forma paralela al borde inferior de la rama, hasta alcanzar el nivel del borde anterior de la rama. Además se observa un campo en el borde posterior de la rama situado entre el campo de reabsorción que acabamos de describir y la base del cuello del cóndilo.

Mandíbula:
Inmaduros vs. Adultos

La región sinfisaria de inmaduros y adultos muestra un patrón similar en la superficie labial, es decir, en ambos casos observamos reabsorción en el componente alveolar y formación de hueso en el componente basal. Sin embargo, la superficie lingual de la sínfisis en los inmaduros es completamente de formación, mientras que en los adultos se observan campos de reabsorción en torno a la fosa geni.

El cuerpo mandibular muestra patrones muy diferentes entre los dos grupos de edad. Por un lado, los individuos inmaduros presentan la superficie bucal cubierta por formación de hueso y los campos de reabsorción se localizan por debajo del foramen mentoniano y en el borde inferior. Sin embargo, los individuos adultos se caracterizan por un campo de reabsorción que cubre el borde inferior desde el foramen hasta la rama y que se extiende por la protuberancia lateral. En el caso de la superficie lingual los individuos inmaduros muestran campos de formación de hueso en la parte anterior del cuerpo, mientras que desde el nivel de los molares hasta la rama es de reabsorción. Los individuos adultos presentan una reducción de los campos de reabsorción que se localizan en la parte media del cuerpo a nivel del primer premolar y en la región molar de la fosa sublingual y del borde inferior de la fosa submandibular. En conjunto, las diferencias observadas en las dos superficies del cuerpo indican un crecimiento lateral más pronunciado en la parte posterior del cuerpo durante el periodo de crecimiento, mientras que en la etapa adulta suceden cambios en sentido medial de la región de la tuberosidad lateral y un crecimiento lateral de la región molar de la fosa sublingual.

La rama mandibular también muestra diferencias notables entre los dos grupos de edad. La superficie bucal de los individuos inmaduros muestra un campo de reabsorción en la apófisis coronoides y en el cóndilo y el resto de la superficie es de formación de hueso. En el caso de los individuos adultos, los campos de reabsorción continúan desde el cuerpo cubriendo la superficie anterior de la rama (desde la apófisis coronoides hasta el borde inferior) y se extiende horizontalmente por la parte media del cuerpo hasta alcanzar el borde posterior. Asimismo, los individuos adultos muestran un campo de reabsorción en el cuello del cóndilo. La superficie lingual de los individuos inmaduros presenta un campo de reabsorción que la cubre casi por completo restringiendo la formación ósea al toro triangular. Sin embargo, los individuos adultos muestran la superficie cubierta por superficies de formación de hueso y los campos de reabsorción se localizan en el área entre el borde anterior y la cresta endocoronoidea y en la región del gonion desde donde se prolonga horizontalmente hasta el contacto con el cuerpo. El PMOc de la rama mues-

tra durante el periodo inmaduro un crecimiento posterior de la rama y el predominio del vector lateral de crecimiento de la rama, mientras que en la etapa adulta se observan cambios en sentido medial de la parte anterior de la rama y una combinación de movimientos en la parte central de modo que la región de la rama situada por debajo del foramen mandibular presenta un crecimiento lateral y la parte situada por encima del foramen muestra un crecimiento medial.

Región sinfisaria: la superficie labial presenta mayor variabilidad en el componente basal que en el componente alveolar. El componente alveolar caracterizado por los campos de reabsorción ósea muestra campos de formación por debajo de los caninos en el individuo 284 (17 años, femenino; Lámina V.9), de los incisivos centrales en los especímenes 52 (38 años, femenino; Lámina V.17) y 98 (24 años, masculino; Lámina V.15), de los incisivos centrales y laterales en el individuo 342 (28 años, femenino; Lámina V.18). La variabilidad respecto del PMOc del componente basal consiste en la presencia de campos de reabsorción ósea en las fosas mentonianas derecha e izquierda de los individuos 126 (8 años, masculino; Lámina V.11), 284 y 342, un pequeño campo en la fosa izquierda en los especímenes 218 (10 años, femenino; Lámina V.7) y 144 (29 años, femenino; Lámina V.16) y tres campos en la fosa mentoniana derecha en el individuo 100 (7 años, masculino; Lámina V.10). Asimismo, se observan campos de reabsorción en el trígono mentoniano en el individuo 100A (11 años, masculino; Lámina V.12), en el borde inferior del trígono en el individuo 101 (12 años, femenino; Lámina V.8) y en el tubérculo lateral derecho en el individuo 100A e izquierdo en el individuo 101. La superficie lingual, caracterizada por los campos de formación, muestra mayor variabilidad en los individuos adultos que en los inmaduros. De este modo, se observan campos de reabsorción en el individuo 284 en el área comprendida en el componente alveolar y el borde inferior de la sínfisis por debajo de los incisivos laterales y de los caninos. También se observan pequeños campos de reabsorción en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel de los incisivos centrales en el individuo 218 y un pequeño campo de reabsorción en la parte media del lado derecho a nivel del canino en el individuo 101. En el caso de los individuos adultos, se observa un gran campo de reabsorción que ocupa la mitad superior de la región lingual sinfisaria del espécimen 52, así como pequeños campos de reabsorción por debajo de los incisivos centrales en los individuos 92 (27 años, femenino; Lámina V.14) y 98, a los lados de la fosa geni a nivel de los incisivos en los individuos 98 y 92 y a nivel de los caninos en el espécimen 144.

Mandíbula: Variabilidad

Cuerpo mandibular: la variabilidad respecto al PMOc del cuerpo mandibular destaca en los individuos inmaduros, mientras que en los individuos adultos apenas existe. En los individuos inmaduros la variabilidad en la superficie bucal consiste en la presencia de campos de reabsorción en el componente alveolar a nivel del canino y del primer premolar en el individuo 100 y a nivel del segundo premolar de los especímenes 100A y 284. El componente basal, caracterizado por los campos de formación de hueso, presenta campos de reabsorción ósea en la parte superior del foramen mentoniano en el individuo 101, un grupo de campos de reabsorción que se extienden por todo el área paralela al borde inferior en el individuo 100A o bien en la región del segundo y tercer molar en el espécimen 126. El PMOc de la superficie lingual del cuerpo mandibular de los individuos inmaduros se caracteriza por los campos de formación de hueso que cubren la parte anterior hasta el primer molar y los campos de reabsorción de la parte posterior. Se observan variaciones individuales respecto del PMOc consistentes en la presencia de campos de reabsorción en la fosa submandibular a nivel de los premolares de los especímenes 101 y 284 y en la fosa sublingual al mismo nivel en el individuo 284. Por el contrario, la parte posterior muestra un campo de formación de hueso en la fosa submandibular a nivel de los molares en el individuo 101 y a nivel del tercer molar en el individuo 126, y un grupo de pequeños campos en la zona de contacto con la rama en los individuos 284, 100 y 100A. Por otro lado, los individuos adultos apenas presentan variabilidad en la superficie lingual y destaca el patrón de modelado óseo del individuo 46 que presenta un grupo de pequeños campos de reabsorción en la fosa submandibular por debajo de la línea milohioidea.

Rama mandibular: los individuos inmaduros muestran la superficie bucal cubierta por campos de formación de hueso excepto la región de la coronoides y el cuello del cóndilo donde se observa campos de reabsorción. Este PMOc muestra variaciones entre los individuos inmaduros como la presencia de campos de formación de hueso en el borde anterior de la rama en el individuo 218, en la parte superior del borde anterior en el espécimen 101 y en la parte media en el individuo 126. Por otro lado, se observan campos de reabsorción en la zona de contacto con el cuerpo mandibular en el espécimen 100A. En el caso de los individuos adultos se observa campos de formación de hueso en la región de la apófisis coronoides en el espécimen 342, en la zona de contacto con el cuerpo mandibular en los individuos 98 y 46 y a lo largo del borde posterior de la rama en el individuo 98. Asimismo, se observan campos de reabsorción ósea en la región del gonion en los individuos 52 y 144. La superficie lingual de la rama de los individuos inmaduros, donde predomina la reab-

sorción ósea, presenta pequeños campos de formación ósea en la mitad inferior de la rama en torno al surco milohioideo de los individuos 284 y 126. Los individuos adultos muestran una gran variabilidad en la superficie lingual donde destaca la presencia de pequeños campos de reabsorción en la región superior del foramen mandibular en el individuo 92, en la región anterior del foramen en los individuos 46 y 92, y en la zona de contacto con el cuerpo mandibular en los individuos 92, 98 y 144.

5. Interpretación de los patrones de modelado óseo

Los patrones de modelado óseo común recogen una distribución de campos de formación y reabsorción ósea característica de nuestra especie. También permiten apreciar cambios durante el desarrollo consistentes en la variación de la extensión y distribución espacial de los campos de actividad celular. La interpretación de los procesos dinámicos del crecimiento a partir de los PMOc se realiza tomando como base que las superficies de formación de hueso indican la dirección de crecimiento (Enlow, 1963; 1966a; 1982; Enlow & Harris, 1964; Enlow & Bang, 1965; Duterloo & Enlow, 1970; Enlow & Hans, 1996). Partiendo de este principio básico de crecimiento óseo y teniendo en cuenta los desplazamientos primarios y secundarios ocurridos en el desarrollo del esqueleto facial (ver Introducción, páginas 13-16), podemos inferir la existencia de un vector general de crecimiento inferior y anterior de la cara de *Homo sapiens* (Figura 5.6). La interpretación de los resultados coincide con los vectores de crecimiento establecidos por Enlow (1966a; 1982; Enlow & Bang, 1965). Este vector de crecimiento puede parecer contradictorio cuando observamos el campo de reabsorción que caracteriza la parte anterior de la maxila de los individuos inmaduros y adultos que señala el crecimiento posterior de esta región. Sin embargo, este crecimiento ocurre al tiempo que se desplaza el complejo nasomaxilar hacia una posición anteroinferior, contribuyendo en conjunto al ortognatismo del esqueleto facial y a la formación de la fosa canina, características que definen a la especie *Homo sapiens*. A continuación discutimos en detalle los procesos de crecimiento inferidos a partir del patrón de modelado óseo de las regiones faciales: región superior (*upper face*) que comprende la parte del hueso frontal conocido como región supraorbital, región de la cara media (*middle face* o *midface*) que incluye las cavidades orbitales, los huesos nasales y la cavidad nasal y la región inferior de la cara (*lower face*) que corresponde al componente alveolar de la maxila, la apófisis palatina del hueso maxilar y la premaxila (región subnasoalveolar) (Aiello & Dean, 1990).

Esqueleto facial

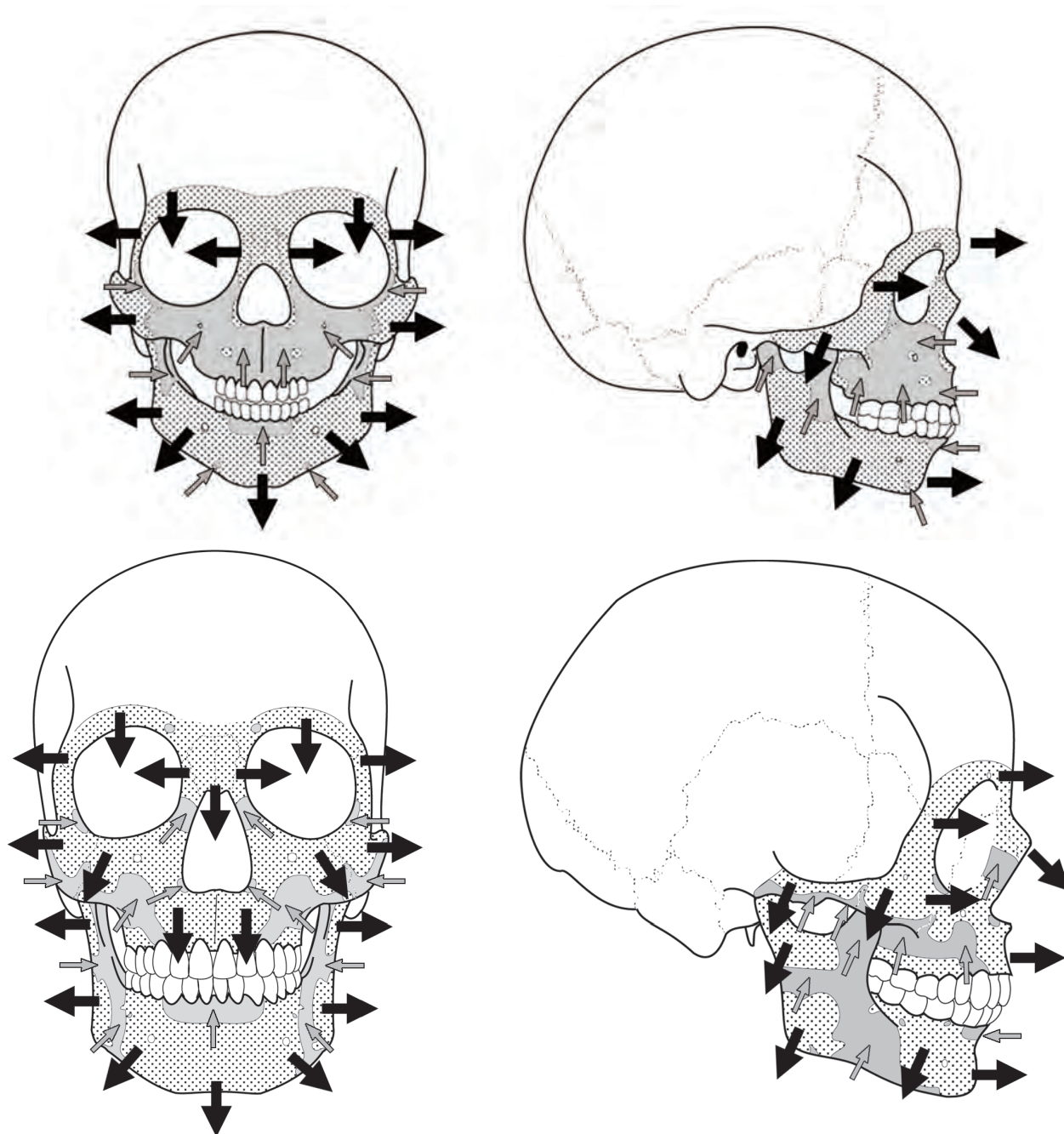


Figura 5.6. Vectores de crecimiento inferidos a partir del patrón de modelado óseo común de los ejemplares inmaduros (arriba) y adultos (abajo) de *Homo sapiens*. Las flechas indican la dirección de crecimiento del hueso (negras por formación ósea y grises por reabsorción).

La región superior de la cara –*upper face*– de *Homo sapiens*, comparada con otras especies de primates como las estudiadas en esta tesis *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*, se caracteriza por la gracilidad del arco superciliar, es decir, por la ausencia de un toro supraorbitario marcado. Dicha región muestra campos de formación de hueso que indican el crecimiento anterior del arco superciliar, del mismo modo que propone Enlow

(Enlow, 1966a; 1982; Duterloo & Enlow, 1970). Esta región del hueso frontal, al igual que el resto de los huesos de cráneo, está formada por dos tablas que se denominan tabla interna o endocráneo y tabla externa o ectocráneo. Los estudios histológicos de Enlow (1982) muestran que el periostio de la tabla externa presenta formación y el endostio reabsorción de hueso, mientras que en la tabla interna, el endostio presenta formación y el periostio reabsorción (Figura 5.7). El crecimiento de las tablas del hueso frontal es hasta cierto punto independiente. El crecimiento de la tabla interna está relacionado con el desarrollo del lóbulo frontal del cerebro (Moss, 1960; Moss & Young, 1960; Duterloo & Enlow 1970; Enlow, 1982) (Figura 5.8), mientras que el crecimiento de la tabla externa está relacionado con el desarrollo del esqueleto facial (Moss & Young, 1960; Lieberman, 2000). La mayor tasa de actividad en la tabla externa que en la interna sería responsable de la formación del seno frontal (Moss & Young, 1960; Lieberman, 2000). En este sentido, las distintas morfologías del arco superciliar observadas en las especies de primates podrían relacionarse con distintas tasas de actividad celular en la tabla externa. Como hemos comentado, el arco superciliar se caracteriza por la presencia de campos de formación ósea, sin embargo, el PMOc de los individuos adultos obtenido en esta tesis muestra un campo de reabsorción en la zona de contacto del arco superciliar con la glabella que podría estar relacionado con la escotadura frontal que se observa a este nivel. Este campo no ha sido descrito anteriormente puesto que los estudios previos han analizado únicamente individuos inmaduros que como mostramos en esta tesis no presentan este campo.

La constricción postorbitaria de los individuos inmaduros se caracteriza por la formación ósea en la región de contacto de los huesos frontal, cigomático y esfenoides indicativa de un crecimiento lateral del cráneo debido a la expansión del cerebro (Moss & Young, 1960), coincidiendo con los resultados obtenidos por Enlow (Enlow, 1966a; 1982; Duterloo & Enlow, 1970). El patrón propuesto por Enlow (1966a; 1982) muestra además reabsorción en la parte posterior de la apófisis frontal del hueso cigomático que, junto con la formación de hueso en la parte anterior, indica el crecimiento anterior de esta región del esqueleto facial y acentúa la convexidad de la constricción postorbitaria. Aunque en esta tesis no se ha analizado esta área datos marginales de los ejemplares adultos muestran campos de reabsorción coherentes con el patrón propuesto por Enlow.

La región nasal se caracteriza por los campos de formación de hueso que indican su crecimiento anterior. Paralelamente, la formación de hueso observada en las suturas frontonasal y frontocigomática indica un creci-

Figura 5.7. Procesos de crecimiento por modelado óseo en el hueso frontal. + formación de hueso; - reabsorción de hueso. Tomado de Enlow (1982).

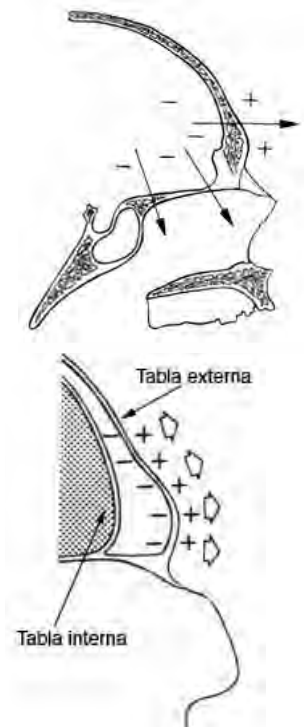
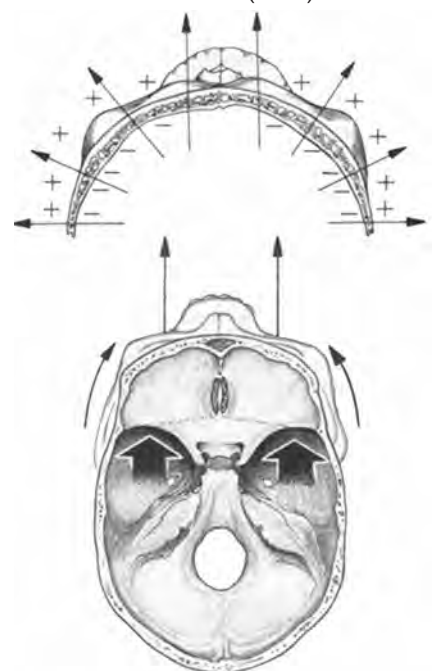
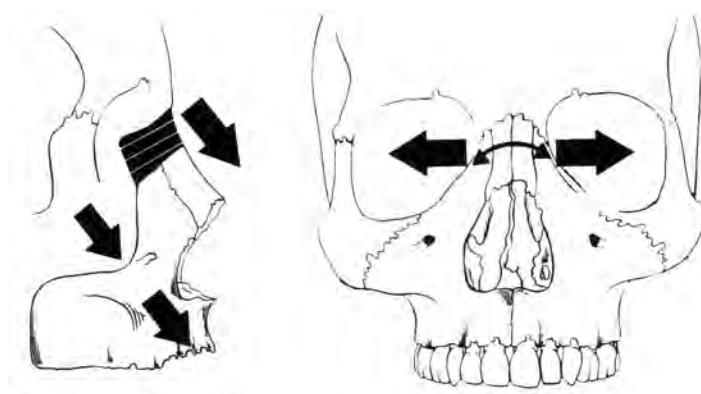


Figura 5.8. Modelo de crecimiento del cerebro y su efecto sobre el modelado óseo en el hueso frontal. Modificado de Enlow (1982).



miento inferior, mientras que la formación en las suturas internasal y nasomaxilar señalan un crecimiento lateral (Figura 5.9). El crecimiento anterior, inferior y lateral de la región nasal inferido coincide con los datos obtenidos por Enlow (1966a; 1982), Enlow y Hans (1996) y Duterloo y Enlow (1970). Cabe señalar que mientras ocurre la formación del periosio de los huesos nasales y de la apófisis frontal del maxilar se produce reabsorción de hueso en el endostio (Enlow & Hans, 1996; Duterloo & Enlow, 1970). A diferencia del patrón obtenido por Enlow (1982) en individuos inmaduros, los individuos adultos analizados en esta tesis muestran un campo de reabsorción en la base de la apófisis frontal del maxilar (en el margen inferior medial de la órbita). Dada la diferencia de edad entre las muestras de los dos estudios y considerando la orientación de la superficie de esta región ósea podemos hipotetizar que el campo de reabsorción indica un crecimiento medial que acentuaría la proyección anterior del hueso nasal en el periodo adulto de *Homo sapiens*.

Figura 5.9. Direcciones de crecimiento de la región nasal según Enlow (1982)



La región media de la cara –*middle face*– muestra un patrón de modelado óseo específico de *Homo sapiens* muy diferente del de otras especies de primates conocidas. Se caracteriza por la presencia de campos de reabsorción ósea que se extienden por la maxila de los inmaduros y que se reduce a la región de la fosa canina y el borde inferior del hueso cigomático en los adultos. La combinación de estos campos de reabsorción con los campos de formación presentes indica un crecimiento posterior del cuerpo del maxilar atenuado durante el desarrollo. Este crecimiento sucede al tiempo que ocurre el crecimiento anterior de la parte superior de la cara y del hueso cigomático y el crecimiento inferior del complejo nasomaxilar, mediante reabsorción en la parte nasal del paladar y formación en su parte bucal. Los campos de reabsorción también indican la existencia de un importante vector de crecimiento inferior del esqueleto facial que está relacionado con el característico ortognatismo de *Homo sapiens* y que le diferencia de otros primates que muestran en esta área formación de hueso relacionado con el prognatismo facial.

Los estudios histológicos de Enlow y Bang (1965) y Enlow (1982) muestran los procesos de modelado óseo que ocurren en las superficies internas del maxilar, lo que nos permite comprender las dinámicas de crecimiento del maxilar. En dichos trabajos se observa que junto con la reabsorción en la parte anterior de la maxila se produce un incremento de las dimensiones del arco maxilar por formación de hueso en la superficie libre de la parte posterior de la tuberosidad maxilar y en la cara interna del maxilar. Este crecimiento sigue el principio de la V por el cual una estructura con forma de V aumenta de tamaño al mismo tiempo que se mueve hacia la parte ancha de la V mediante un proceso de deposición de hueso en su superficie interna y reabsorción en su superficie externa (Enlow, 1963; 1982). Aplicando este principio al crecimiento del maxilar de los individuos inmaduros podemos inferir que la combinación de la reabsorción labial y la formación lingual produce una reubicación de la maxila en una posición posterior. El PMOc cambia en la ontogenia de modo que en los individuos adultos el campo de reabsorción de la maxila se reduce, quedando restringido a la región de la fosa canina y el borde inferior de la apófisis cigomática desde donde se extiende hacia la tuberosidad maxilar. Este cambio indica que en los adultos la región infraorbitaria y la parte anterior de la maxila crecen anteriormente, mientras el resto de la región maxilar crece en sentido inferior. De este modo, podemos proponer que los individuos inmaduros presentan un crecimiento pronunciado de la parte superior y lateral de las órbitas en sentido anterior y un crecimiento inferior de la cara, asociado a la reabsorción del maxilar, que tienen como consecuencia la verticalización de las órbitas y el marcado ortognatismo. Mientras tanto, en la etapa adulta, la región infraorbitaria se modifica también en sentido anterior al igual que la parte anterior de la maxila de manera que crece hasta “alinearse” con la parte superior de la cara. Los cambios en la distribución de los campos de formación/reabsorción en la ontogenia reflejarían el crecimiento del esqueleto facial ortognato propio de la especie *Homo sapiens*. La discusión de estos resultados coincide plenamente con la interpretación de los datos histológicos obtenidos por Enlow (1982).

Por otro lado, los individuos inmaduros presentan un campo de formación de hueso en la parte infero-lateral del orificio nasal que no ha sido descrito en trabajos previos y que podría relacionarse con el crecimiento de la espina nasal anterior.

Según Enlow (1982) la tuberosidad maxilar se caracteriza por la presencia de campos de deposición ósea, responsables del crecimiento posterior, lateral e inferior del maxilar (Enlow & Bang, 1965; Enlow, 1982). Aunque

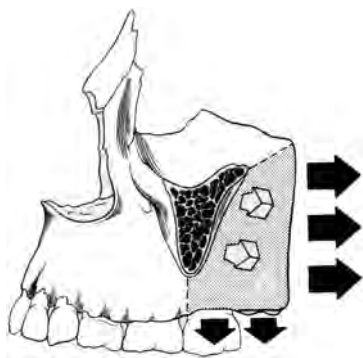
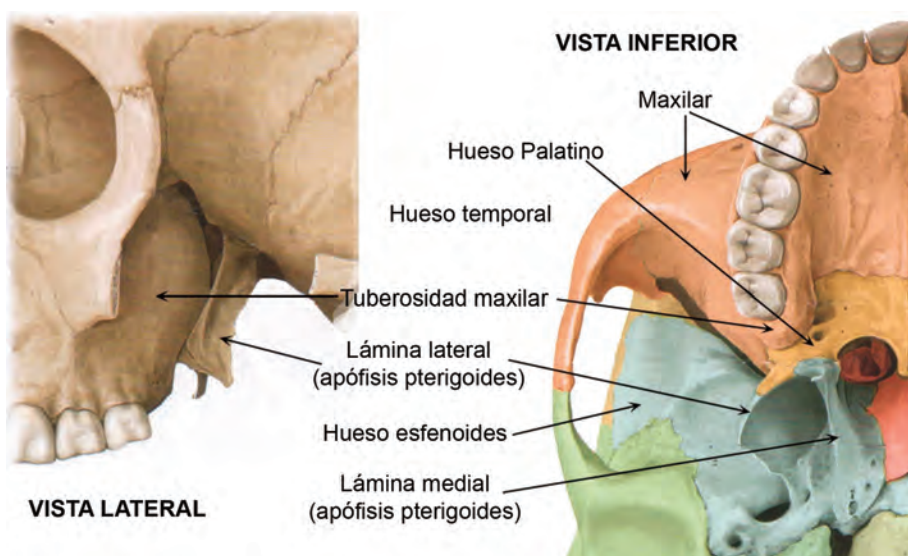


Figura 5.10. Direcciones de crecimiento de la tuberosidad maxilar. Tomado de Enlow (1982)

nuestros patrones no recogen toda la superficie de la tuberosidad maxilar, los campos de formación se localizan próximos a la superficie posterior de la tuberosidad, mientras que los campos de reabsorción se localizan próximos a la región maxilar. Nuestros datos muestran que la tuberosidad presentan una gran variabilidad en la distribución de los campos de formación y de reabsorción de hueso tanto en los individuos inmaduros como en los adultos, si bien existe un predominio de la reabsorción ósea en ambos grupos de edad. Esta gran variabilidad podría estar relacionada con los cambios morfológicos ocurridos en esta región debido al crecimiento de los dientes y a la fusión de la tuberosidad maxilar con el hueso palatino y la apófisis pterigoides (Figura 5.10 y 5.11).

La región anterior e inferior de la maxila denominada premaxila, hueso intermaxilar u *os incisivum* de *Homo sapiens* se caracteriza por la localización del septo anterior nasal en una posición anterior con respecto al resto de primates. La localización anterior del septo se debe a la característica reabsorción en la superficie labial del maxilar de nuestra especie (Enlow, 1982; Enlow & Bang, 1965; Enlow & Hunter, 1968; Bromage, 1986; 1989; McCollum & Ward, 1997). Otra característica de esta región en los humanos modernos es la morfología del paladar, “flexionado” contra la premaxila que se dispone verticalmente (Figura 5.12) (McCollum & Ward, 1997; McCollum, 2000). Durante la ontogenia de *Homo sapiens*, el esqueleto facial presenta un crecimiento vertical de la cámara nasal y de la porción ósea del septo nasal y un desplazamiento anteroinferior del esqueleto nasomaxilar (Moss, 1960; Enlow, 1982; Enlow & Hans, 1996; McCollum & Ward, 1997). Este desplazamiento anteroinferior está acompañado por una rotación vertical hacia arriba de la premaxila (*airorinquia-airorhynchy*) debido al crecimiento vertical de la maxila, mayor en

Figura 5.11. Detalles de la anatomía de la región de la tuberosidad maxilar. Modificado de Schünke *et al.* (2007).



la parte posterior (hiperplasia) que en la anterior (hipoplasia) (Björk & Skieller, 1972; 1976; Enlow & Azuma, 1975; Enlow, 1982; Bromage, 1992; McCollum & Ward, 1997). La rotación anterior de la maxila durante la ontogenia resulta en una reorientación del piso de la cavidad nasal para mantener una relación estable con la cápsula funcional nasal (Björk & Skieller, 1976). Los procesos de modelado óseo relacionados implican reabsorción ósea en el periostio nasal del paladar y del premaxilar y formación de hueso en el periostio bucal de la apófisis palatina (Enlow, 1966a; 1982) (Figura 5.13). Paralelamente, durante la ontogenia se produce un aumento del tamaño del hueso maxilar que implica el crecimiento lateral de esta región (McCollum & Ward, 1997). Este incremento en anchura sucede mediante la formación de hueso en la sutura palatina media del maxilar (Enlow, 1982).

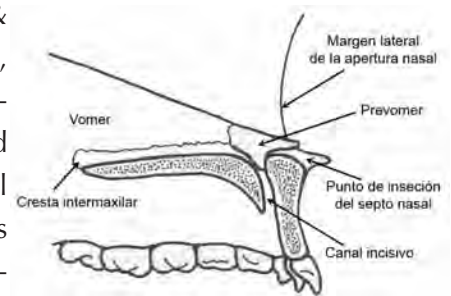


Figura 5.12. Figura ilustrando la flexión del paladar contra la premaxila en *Homo sapiens*. Tomado McCollum & Ward (1997).

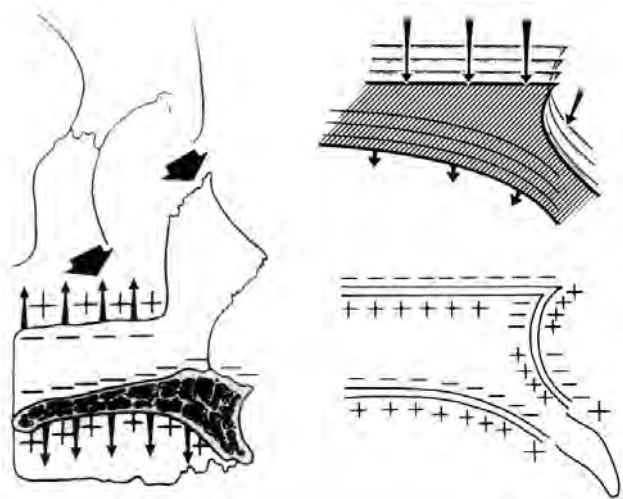


Figura 5.13. Procesos de modelado óseo asociados al crecimiento inferior del maxilar. Modificado de Enlow (1982).

Al igual que ocurre en la tuberosidad maxilar, nuestro estudio muestra una gran variabilidad en los patrones de modelado óseo de la región anterior de la maxila. Esta variabilidad, restringida a los individuos inmaduros, ha sido observada previamente por Kurihara y colaboradores (Kurihara *et al.*, 1980). En aquel trabajo, el patrón de modelado óseo de 36 individuos de edades comprendidas entre los 0 y 14 años se obtuvo mediante cortes histológicos y observación de los tipos de tejido óseo. Los resultados muestran la aparición de la reabsorción de hueso a los 3-4 meses de edad y una ampliación notable a partir de los 2 años de edad. Asimismo, indican que el campo de reabsorción ósea varía en extensión con algunos individuos ajustándose al modelo propuesto por Enlow (1966a; 1982) y otros en los que la región anterior de la maxila presenta una mayor extensión de campos de formación de hueso (Ver

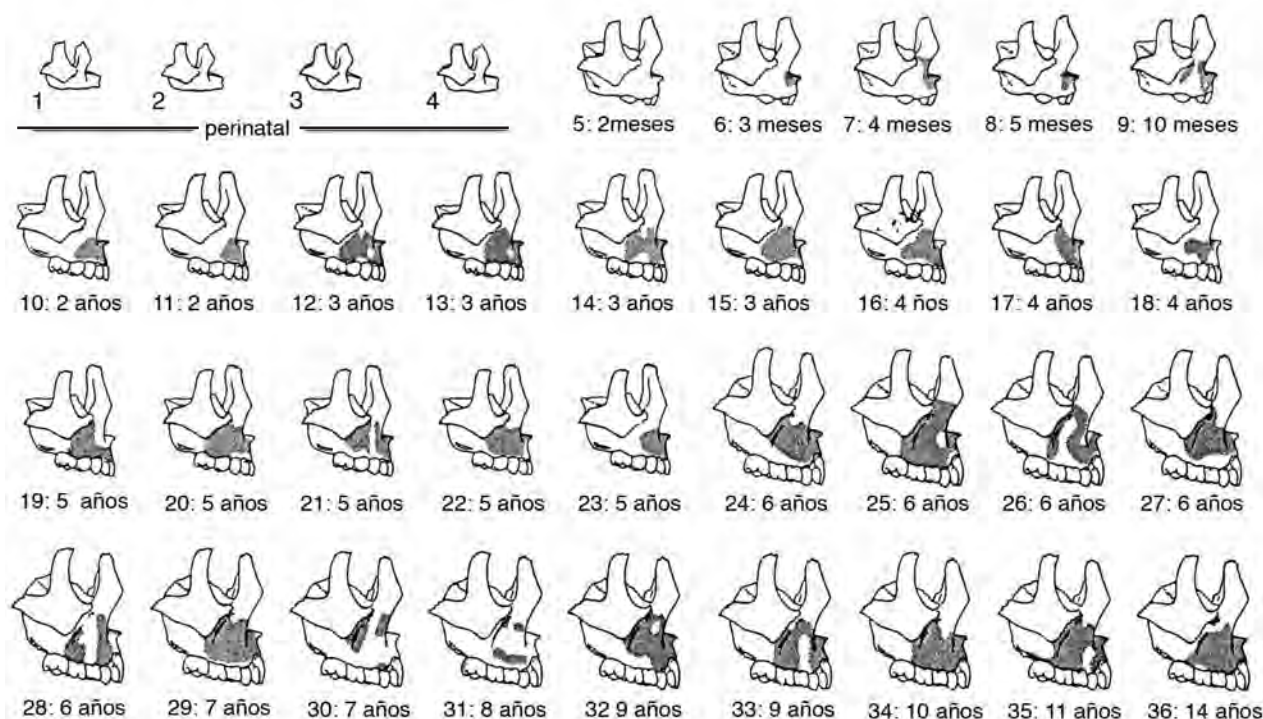


Figura 5.14. Cambios en el patrón de modelado óseo de la región anterior de la maxila durante la ontogenia de *Homo sapiens* (Kurihara *et al.*, 1980). El área gris oscuro indica reabsorción.

en la Figura 5.14 los individuos 17, 18, 23, 26, 28, 30 y 31). Según Kurihara *et al.* (1980), las variaciones en la distribución, configuración y tamaño de los campos de reabsorción están relacionadas con las características topográficas de los distintos individuos. Como ejemplo, estos autores señalan que un esqueleto facial con la región infraorbital cóncava mostrará un gran campo de reabsorción cubriendo todo el área, mientras que aquellos especímenes con esta zona convexa presentarán una superficie de deposición mas que de reabsorción de hueso. Con objeto de comprobar si la propuesta de Kurihara *et al.* (1980) es capaz de explicar la variabilidad encontrada en nuestra muestra hemos comparado nuestros patrones con los presentados por estos autores. Esta comparación permite apreciar similitud entre los individuos de 7 años, de 8 años y de 10 años obtenidos en esta tesis y los individuos de la misma edad (número 29, 31 y 34 de Kurihara *et al.*, 1980). Sin embargo, el individuo de 11 años estudiado en esta tesis presenta campos de formación de hueso en la fosa canina y próximo al borde del orificio nasal y la sutura cigomaticomaxilar, mientras que en el estudio de Kurihara *et al.* (1980), el individuo de 11 años (número 35) se caracteriza por la presencia de campos de reabsorción en esta región. El individuo 101 (12 años, femenino) presenta un patrón de modelado óseo similar al obtenido por Kurihara *et al.* (1980) para el espécimen 35, a pesar de la diferencia de edad.

El hueso cigomático se caracteriza, según el patrón propuesto por Enlow (1966a; 1982; Enlow & Bang, 1965), por la presencia de un campo de reabsorción ósea en su parte anterior y el borde inferior y lateral externo de la órbita, quedando los campos de formación localizados en las superficies lateral y posterior del hueso cigomático (Figura 5.15). Esta combinación de campos de modelado óseo implica un crecimiento posterior del

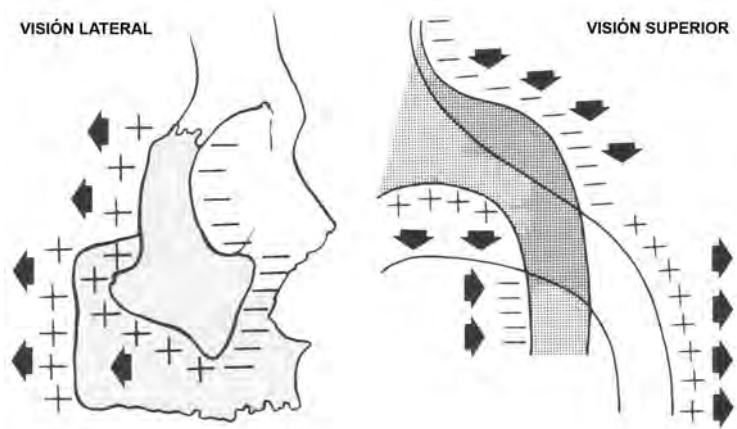


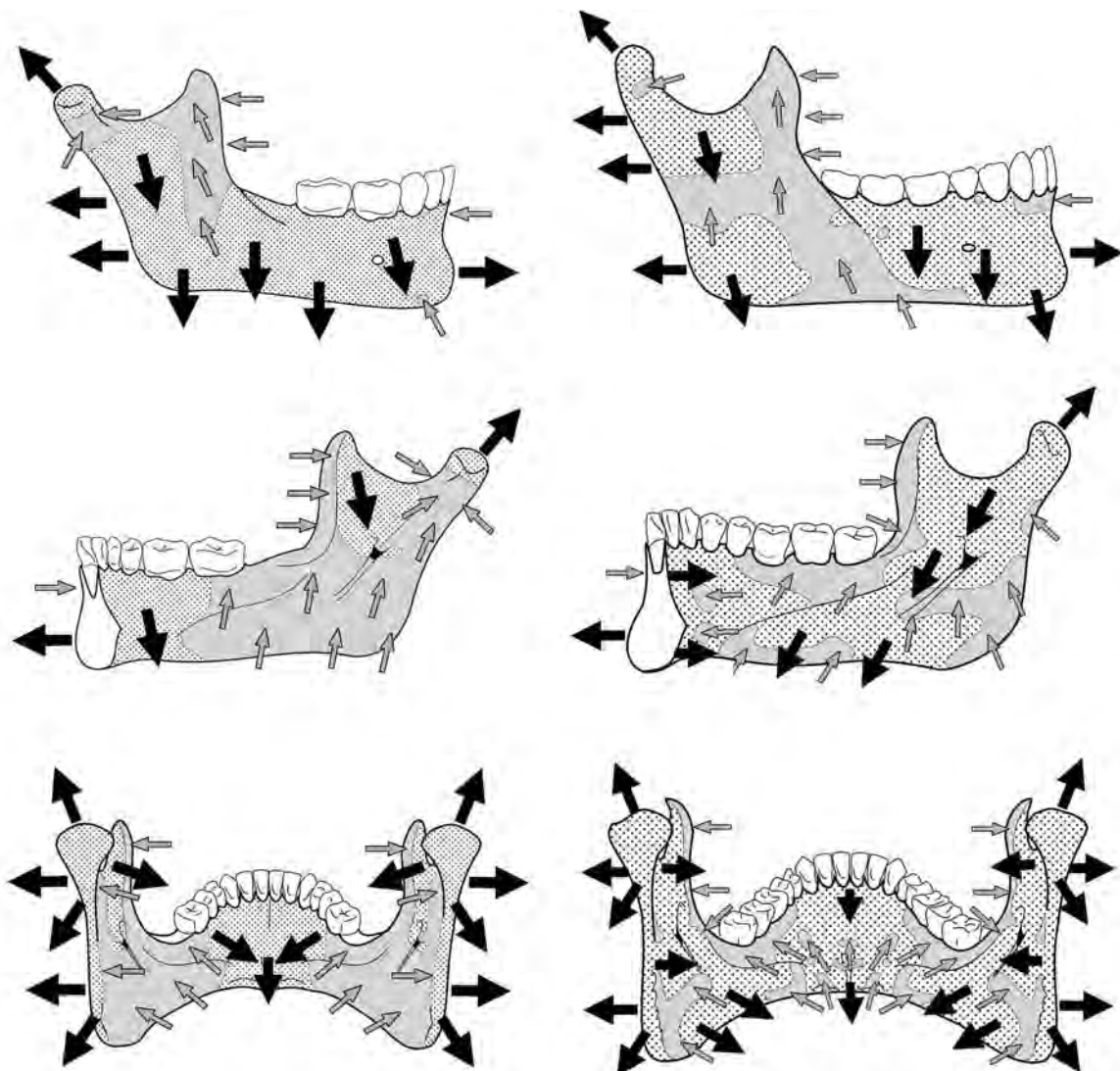
Figura 5.15. Crecimiento del hueso cigomático y patrones de modelado óseo asociados. Modificado de Enlow (1982).

hueso cigomático que permite su reubicación conforme aumenta su tamaño. Los patrones de modelado óseo de los individuos inmaduros obtenidos en esta tesis muestran un patrón similar al propuesto por Enlow (1982; Enlow & Bang, 1965), aunque la reabsorción se encuentra reducida al borde lateral de la órbita y al área de la sutura cigomáticomaxilar. Los ejemplares adultos presentan un campo de reabsorción que se extiende por el borde inferior del hueso cigomático, desde la sutura cigomáticomaxilar hasta la sutura temporomaxilar. El predominio de los campos de formación ósea en la región anterior del hueso cigomático son indicativos del crecimiento anterior y lateral de la región malar. Aunque en el presente trabajo no se ha analizado el patrón de actividad celular de la parte posterior del hueso cigomático, podemos inferir que, durante el desarrollo, los campos de formación de hueso de la apófisis frontal cigomática junto con los campos del maxilar causan un crecimiento lateral y anterior de la parte superior del esqueleto facial, participando en su verticalización y en el aumento de su anchura. La presencia de los campos de reabsorción en la etapa adulta podría relacionarse con el mismo proceso de verticalización facial. Por otro lado, los campos de formación de hueso que se localizan en la sutura temporocigomática se relacionarían con el incremento de la longitud del arco cigomático, coincidiendo con los resultados obtenidos por Enlow & Bang (1965) y Enlow (1982).

Mandíbula

El patrón de modelado óseo común de la mandíbula de los individuos inmaduros y de los adultos muestra una distribución de los campos de formación y de reabsorción de hueso característico de la especie *Homo sapiens*. Asimismo, se observan cambios en el desarrollo referentes a la extensión y a la localización de los campos de crecimiento que afectan en mayor medida a la rama y al cuerpo, mientras que la región sinfisaria muestra un patrón relativamente constante (Figura 5.4 y 5.5). Del mismo modo que hemos visto en el esqueleto facial, partimos del principio básico del mecanismo del modelado óseo por el cual las superficies de formación ósea señalan la dirección del crecimiento (Enlow, 1963; 1966a; 1982; Enlow & Harris, 1964). De esta manera, inferimos a partir del PMOc (inmaduro y adulto) los vectores de crecimiento que se observan en la Figura 5.16. En general, se observa un crecimiento anterior de la sínfisis, el crecimiento lateral del cuerpo mandibular y el crecimiento posterior y lateral de la rama. Las dinámicas de crecimiento observadas en cada región mandibular, su relación con la morfología y los cambios ocurridos en el desarrollo de *Homo sapiens* se detallan a continuación.

Figura 5.16. vectores de crecimiento inferidos a partir del patrón de modelado óseo de la mandíbula. De arriba a abajo: vista lateral externa, lateral interna y posterior (vista frontal en la figura 5.6). Izquierda: ejemplares inmaduros; derecha: adultos.



La región sinfisaria de los individuos inmaduros y adultos muestra un PMOc caracterizado por los campos de reabsorción en el componente alveolar labial y los campos de formación de hueso en el componente basal y en toda la superficie lingual. Los vectores de crecimiento inferidos a partir de este mapa de actividad celular muestran el crecimiento posterior del componente alveolar, mientras que el componente basal crece anterior y posteriormente incrementando su anchura. Los vectores de crecimiento obtenidos en esta tesis son similares a los obtenidos en los estudios histológicos de esta región mandibular realizados por Enlow y colaboradores (Enlow & Harris, 1964; Enlow, 1982) (Figura 5.17). El crecimiento inferido a partir del PMOc se relaciona con determinados aspectos morfológicos de la región sinfisaria y con los procesos de crecimiento de los dientes, más estudiados en la cara labial que en la cara lingual. De este modo, observamos que la superficie lingual de la región sinfisaria en los individuos inmaduros presenta toda la superficie cubierta por campos de formación que indican su crecimiento posterior, coincidiendo con el patrón observado por Enlow (1982). Sin embargo, el PMOc de los individuos adultos presentan pequeños campos de reabsorción que podrían estar relacionados con la marcada fosa geni. En el caso de la superficie labial observamos una división de los campos de reabsorción y formación de hueso. Por un lado, el componente alveolar presenta un crecimiento posterior relacionado con la deriva lingual y superior de los dientes, que ocurre al mismo tiempo que el desplazamiento inferior del esqueleto facial y el crecimiento superior de los dientes mandibulares para mantener la oclusión (Enlow, 1982) (Figura 5.18). Como resultado se produce un posicionamiento anterior de la maxila respecto a la mandíbula que se conoce como sobremordedura –*overbite*– (Enlow, 1982). Por el contrario, los campos de formación de hueso del componente basal labial indican el crecimiento anterior de la región que comprende las fosas mentonianas y el trígono mentoniano, mentón o barbilla. Esta combinación específica de campos de reabsorción y formación ósea en la cara labial de la región sinfisaria ha sido considerada como responsable de la aparición del mentón, una de las características anatómicas únicas de la especie *Homo sapiens* (Enlow & Harris, 1964; Enlow, 1982; Arensburg *et al.*, 1989; Schwartz & Tattersall, 2000). En este sentido, las variaciones de tamaño y forma de la parte anterior de la sínfisis entre individuos estarían relacionadas con la diferente altura del punto de contacto entre los campos de reabsorción y formación ósea de la superficie labial, es decir, en el punto donde el contorno de la superficie cóncava se hace convexa, así como con las distintas tasas de formación y de reabsorción de hueso (Enlow, 1982; Arensburg *et al.*, 1989). Además de los procesos de modelado óseo, estudios previos sobre el desarrollo de esta estructura anatómica

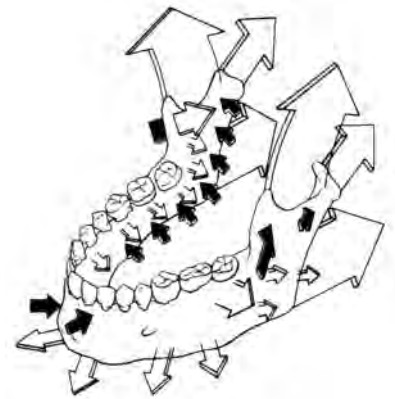


Figura 5.17. Patrón de modelado óseo y vectores de crecimiento de la mandíbula de *Homo sapiens* propuesto por Enlow y Harris (1964) y Enlow (1982).

Figura 5.18. Procesos de modelado óseo en el periostio y endostio de la superficie labial y lingual de la sínfisis mandibular según Enlow (1982).

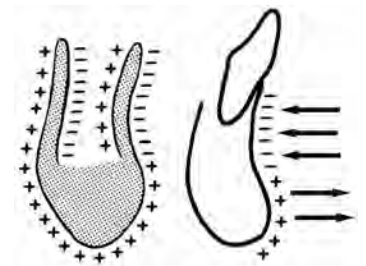




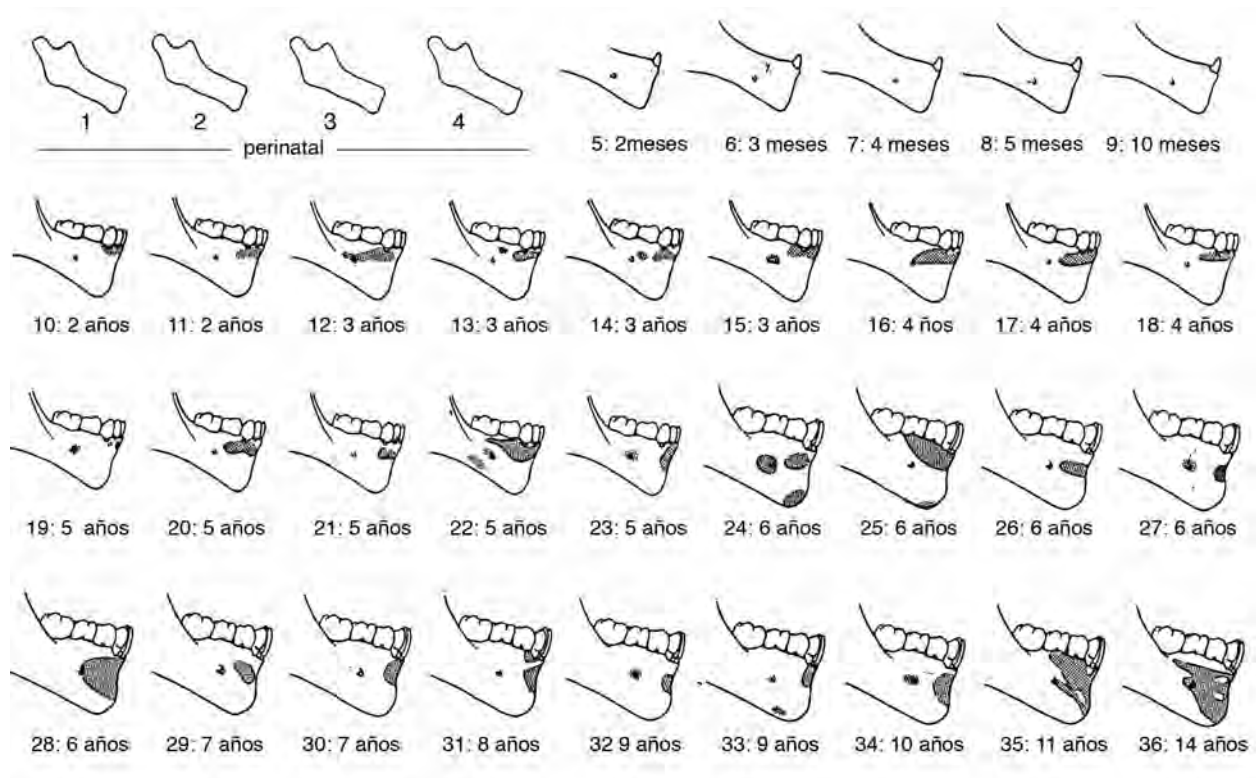
Figura 5.19. Variabilidad en el patrón de modelado óseo observados en la región sínfisaria por Enlow y Harris (1964).

muestran que la parte anterior de la mandíbula presenta unos pequeños cartílagos –generalmente en número de dos o tres– denominados *ossicula mentalia* que no se encuentran en otros primates (Wallis, 1917; DuBrul & Sicher, 1954; Vlček, 1969; Goret Nicaise, 1982; Hinrichsen, 1990; Rodríguez-Vázquez *et al.*, 1997; Radlanski, 2003). Estos cartílagos, que aparecen aproximadamente a las 14 semanas de desarrollo intrauterino, tienen aspecto redondeado, posteriormente adquieren una forma irregular y pueden fusionarse formando un cartílago en la superficie labial de la sínfisis que se osifica (Rodríguez-Vázquez *et al.*, 1997; Radlanski, 2003). El origen de estos nódulos cartilaginosos no está claro y una revisión de la literatura proporciona distinta información. Así Goret-Nicaise (1982) y Rodríguez-Vázquez *et al.* (1997) sugieren que estos cartílagos son remanentes del cartílago de Meckel, mientras que Hinrichsen (1990) propone que en esta región se localiza un tipo especial de tejido condral cuyo proceso de osificación no está claro. Teniendo en cuenta estos datos, podemos hipotetizar que la barbilla en los humanos modernos es consecuencia del desarrollo de cartílagos en etapas ontogenéticas tempranas, y de su osificación y procesos de modelado óseo que ocurren posteriormente. Por otra parte, se han planteado hipótesis funcionales para la aparición del mentón característico de *Homo sapiens* (DuBrul & Sicher, 1954; Hylander, 1984; Wolff, 1984; Dobson & Trinkaus, 2002). Estos trabajos señalan que el mentón es una estructura que responde al estrés provocado por la masticación y por las actividades paramasticatorias (Hylander, 1988; Daegling, 1990; 1993; Daegling & Hylander, 2000; Dobson & Trinkaus, 2002).

A pesar de la similitud entre el PMOc obtenido en esta tesis y el patrón propuesto por Enlow y Harris (1964) se observa una diferencia entre ambos trabajos que radica en la extensión del campo de reabsorción de la superficie labial, de modo que según nuestros resultados dicho campo ocupa el componente alveolar de la superficie labial, mientras que en el patrón de Enlow se extiende por el componente alveolar y la parte superior de las fosas mentonianas (Enlow & Harris, 1964; Enlow, 1982). No obstante, en dichos trabajos y en Kurihara *et al.* (1980) se indica la variabilidad intraespecífica en la distribución de los campos de modelado óseo en la superficie labial de la sínfisis. El análisis histológico llevado a cabo por Enlow y Harris (1964) muestra que de las 25 mandíbulas de individuos inmaduros analizadas 16 presentan variantes del patrón común, como se indica en la Figura 5.19. En un estudio posterior, Kurihara *et al.* (1980) analizaron la parte anterior de la mandíbula observando una gran variabilidad en la extensión del campo de reabsorción durante la ontogenia (Figura 5.20). Los resultados de estos dos trabajos muestran indivi-

duos con un patrón de modelado óseo similar al PMOc de la superficie labial obtenido en esta tesis, es decir, un campo de reabsorción en el componente alveolar y formación de hueso en el componente basal. De forma detallada, encontramos similitud entre el patrón de los individuos 100A (masculino, 11 años) y 101 (femenino, 12 años) y el individuo 25 (6 años) de Kurihara *et al.* (1980), mientras que los individuos 100 (masculino, 7 años), 126 (masculino, 8 años) y 218 (femenino, 10 años) presentan una variación del PMOc diferente de las registradas en trabajos previos. Asimismo, en los trabajos de Enlow y Harris (1964) y Kurihara *et al.* (1980) se observa que dentro de la variabilidad existe determinados individuos que presentan campos de reabsorción en el componte alveolar y formación en el componente basal (ver la Figura 5.19-b y en la Figura 5.20 los individuos 10-22, 25, 30 y 33), es decir, un patrón de modelado óseo similar al obtenido en esta tesis. En general, la variabilidad en la distribución y/o tamaño de los campos de reabsorción ósea en la superficie labial de la sínfisis podría estar relacionada con la topografía característica de cada especimen (Kurihara *et al.*, 1980).

Figura 5.20. Cambios en el patrón de modelado óseo de la región anterior de la mandíbula durante la ontogenia de *Homo sapiens* (Kurihara *et al.*, 1980).



El cuerpo mandibular muestra una variación notable del PMOc durante la ontogenia (ver comparación Inmaduros vs. Adultos, página 158). Por un lado, los individuos inmaduros se caracterizan por la presencia de formación en toda la superficie bucal y en la parte anterior de la superficie lingual y de reabsorción de hueso en la parte posterior de la superficie

Figura 5.21. Esquema del crecimiento en V de la mandíbula. Modificado de Enlow (1982).

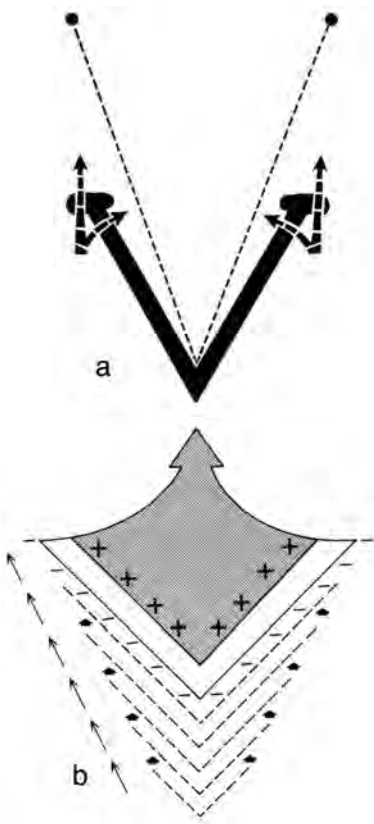
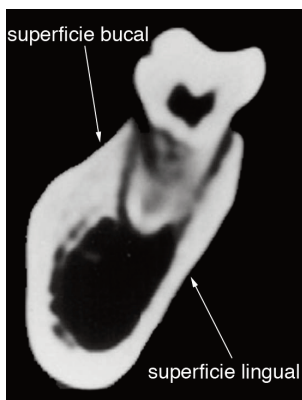


Figura 5.22. Sección del cuerpo mandibular a nivel del segundo molar realizado con tomografía computarizada donde se observa la diferencia de grosor de la cortical ósea, mayor en la parte bucal que en la lingual. Modificado de Daegling (2007).



lingual, indicando un aumento en anchura de la parte anterior del cuerpo y un marcado crecimiento lateral que afecta a la región molar. Este patrón muestra que durante el desarrollo, el cuerpo mandibular sigue el principio de la V (Enlow, 1963; 1982; Enlow & Harris, 1964), es decir, reabsorción en la parte interna de la V y formación en la parte externa (Figura 5.21). La comparación con el modelo propuesto por Enlow y Harris (1964) y Enlow (1982) muestra el mismo patrón en la superficie bucal, mientras que en la superficie lingual el campo de reabsorción ocupa únicamente la superficie de la fosa submandibular (Figura 5.17). En el modelo de Enlow, el campo de formación ósea de la fosa sublingual indica su crecimiento lingual y se relaciona con la proyección de la parte posterior de la fosa por encima de la fosa submandibular (Enlow, 1966b). Sin embargo, los especímenes analizados en esta tesis, que presentan también la fosa sublingual proyectada lingualmente por encima del plano de la fosa submandibular, muestran la superficie cubierta por campos de reabsorción de hueso. La similitud de la morfología de la superficie lingual del cuerpo que presenta distinto patrón de modelado óseo podría deberse a que la presencia de reabsorción perióstica en la fosa submandibular y sublingual se combina con un crecimiento endóstico de la superficie lingual del cuerpo, de modo que las distintas tasas de formación de hueso endóstico de estas dos fosas sería la responsable de la característica morfología escalonada. Siguiendo esta hipótesis y planteando que la tasa de formación endóstica de hueso de la superficie lingual es más lenta que la formación perióstica de hueso de la superficie bucal, podríamos explicar el patrón de distribución del hueso cortical en las secciones de la región molar, donde la superficie lingual del cuerpo muestra un hueso cortical más fino que el que se observa en la superficie bucal (Daegling & Grine, 1991; Daegling & Hotzman, 2003; Daegling, 2007) (Figura 5.22). Otra hipótesis se refiere a la variabilidad del patrón de modelado óseo de la superficie lingual del cuerpo mandibular que no ha sido analizada anteriormente. Esta hipótesis se basa en la variabilidad encontrada en la parte anterior de la superficie bucal del cuerpo mandibular –desde el canino hasta el foramen mandibular– donde se observan campos de reabsorción que cubren gran parte de su superficie o bien campos de distinto tamaño (Kurihara et al., 1980). En la muestra de *Homo sapiens* de esta tesis observamos variaciones similares: los especímenes 100 (7 años, masculino) y 126 (8 años, masculino) muestran el mismo patrón que el individuo 33 (9 años) de Kurihara et al. (1980) y el individuo 101 presenta un patrón similar al de los individuos 28 (6 años) y 36 (14 años) (Figura 5.20). Teniendo en cuenta esta variabilidad, podemos suponer que el patrón propuesto por Enlow y Harris (1964) y el obtenido en esta tesis corresponden a los patrones de modelado óseo que se observan con elevada frecuencia en *Homo sapiens*.

El estudio en detalle de los patrones individuales obtenidos en esta tesis nos muestra la variabilidad respecto del PMOc inmaduro, destacando el espécimen 126 (8 años, masculino) que muestra un patrón similar al propuesto por Enlow y Harris (1964) y Enlow (1982), es decir, formación ósea en la fosa sublingual y reabsorción en la fosa submandibular y el individuo 100 (7 años, masculino) que presenta pequeños campos de formación en la fosa sublingual. Por otro lado, destaca la presencia de campos de formación de hueso en la fosa submandibular con distinta localización, destacando el espécimen 101 (12 años, femenino) donde el patrón de modelado óseo de la superficie lingual del cuerpo es inverso al obtenido por Enlow y Harris (1964), con reabsorción de hueso en la fosa sublingual y formación de hueso en la fosa submandibular. Sería necesario en un futuro llevar a cabo un estudio de la morfología del cuerpo mandibular y su relación con las variaciones en el patrón de modelado óseo.

Junto con los patrones de los individuos inmaduros hemos obtenido por primera vez el patrón de modelado óseo de individuos adultos, permitiendo conocer los cambios en el desarrollo de *Homo sapiens*. En el caso de la superficie lingual, se observa una reducción de los campos de reabsorción de modo que los campos de formación se extienden por la parte central del cuerpo hasta alcanzar la rama mandibular (Figura 5.16). Junto con el predominio de la formación ósea en la superficie bucal podemos interpretar un aumento del espesor del cuerpo mandibular en la etapa adulta, mientras que la región molar de la fosa sublingual crece lateralmente. Asimismo, se observan dos campos de reabsorción en la parte anterior del cuerpo que podrían estar relacionados con las fosas sublingual y submandibular, más pronunciada en esta zona de contacto con la región sinfisaria en algunos individuos. Por otro lado, el borde basal presenta en la región molar campos de reabsorción tanto en el lado bucal como en el lingual. Este campo de reabsorción se extiende posteriormente cubriendo la protuberancia lateral, que en los individuos inmaduros presentaba formación de hueso. El cambio de actividad celular señalaría el cese del crecimiento lateral de la arcada mandibular y podría relacionarse con el crecimiento lingual de la parte posterior de la rama, como veremos al tratar esta región mandibular. La distribución de los campos en el lado lingual del cuerpo de los individuos adultos es similar al patrón de modelado óseo de la mandíbula desdentada obtenida por Enlow (1982) (Figura 5.23). Sin embargo en este caso, la reabsorción lingual se acompaña de reabsorción bucal, indicando la reducción del componente alveolar como consecuencia de la pérdida de los dientes, mientras que el campo de reabsorción del borde basal en la mandíbula desdentada señala, junto con la formación bucal, el crecimiento lateral de esta región.

La obtención del PMOc de los individuos adultos junto con los patrones de los individuos inmaduros y el de la mandíbula desdentada (Enlow, 1982), nos permite observar un cambio en la distribución en los campos de crecimiento más gradual durante el desarrollo y no un cambio tan brusco si consideráramos la conservación del patrón inmaduro en la madurez hasta alcanzar una edad avanzada.

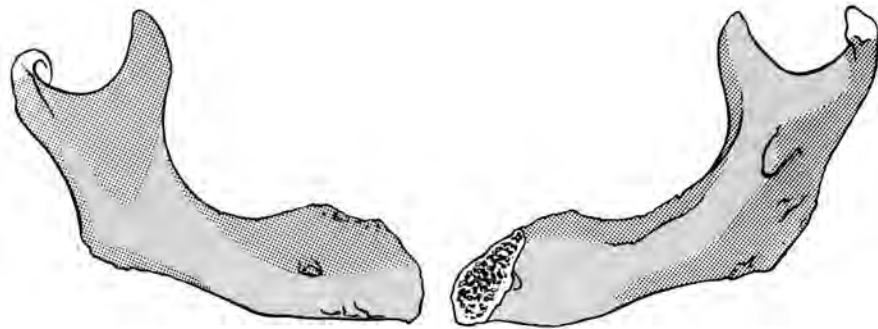


Figura 5.23. Patrón de modelado óseo de la mandíbula desdentada. Modificado de Enlow (1982).

Los resultados obtenidos de la rama mandibular muestran un cambio notable del PMOc durante el desarrollo, consistente en el aumento de la reabsorción ósea en la superficie bucal y su reducción en la superficie lingual (Figura 5.16). La distribución de los campos de modelado óseo indica distintos movimientos de crecimiento en la rama mandibular: crecimiento posterior, superior y crecimiento lateral y lingual. Por un lado, se observa un crecimiento posterior de la rama como consecuencia de la reabsorción de hueso en el borde anterior de la rama y en la parte anterior del cóndilo y la formación ósea en el borde posterior. Este crecimiento está relacionado con la creación de espacio para permitir la elongación del cuerpo mandibular y el crecimiento de los molares y también implica la reubicación progresiva de la rama en una dirección posterior, que ocurre desde la mandíbula en la etapa fetal hasta alcanzar el tamaño de la mandíbula adulta (Enlow, 1982). De este modo se mantiene el contacto con el esqueleto facial. El patrón observado en la muestra estudiada, coincide con el patrón clásico propuesto por Enlow y Harris (1964) y Enlow (1982) que indica un fuerte vector de crecimiento posterior y una ligera rotación hacia delante (Björk & Skieller, 1983, Moss & Salentijn, 1970) (Figura 5.24-a). No obstante, se han observado dos variaciones principales respecto al patrón clásico que reflejan una rotación más acentuada como se muestra en la Figura 5.24 (Hans *et al.*, 1995). El patrón B, que también ha sido observado por Enlow y Harris (1964) (Figura 5.25), muestra en el borde anterior formación de hueso en la punta de la apófisis coronoides y en el borde posterior los campos se extienden por el cuello del cóndilo y por la base del gonion. Este patrón B resultaría en el cierre del ángulo goniaco con un incremento de la altura vertical de

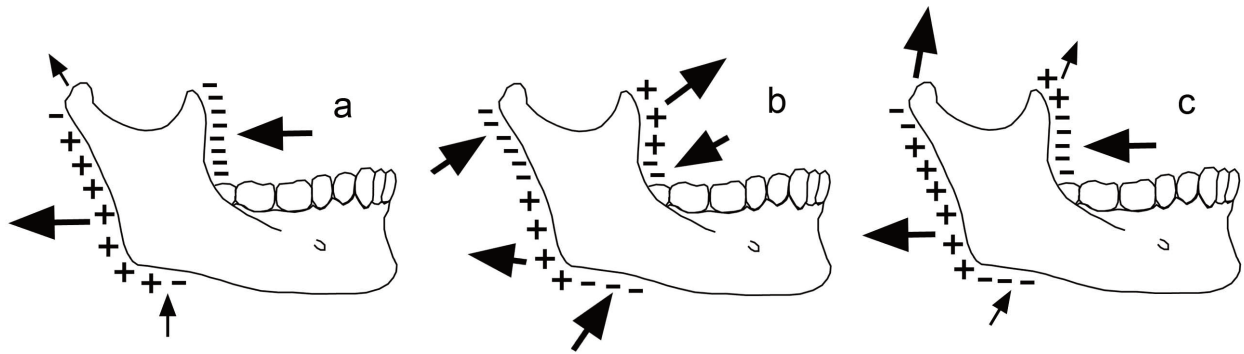
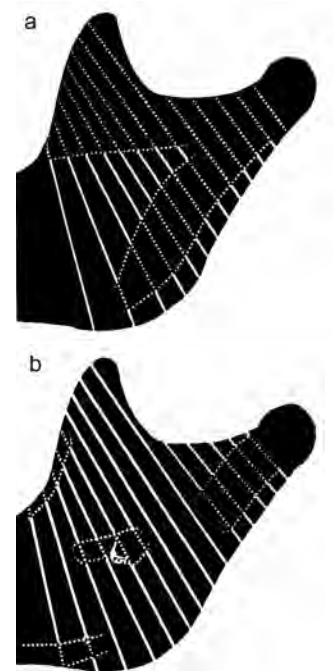


Figura 5.24. Variaciones del patrón de modelado óseo del borde anterior y posterior de la rama mandibular. A: patrón clásico (Enlow & Harris, 1964); B: variación vertical; C: variación rotación. Modificado de Hans *et al.*, 1995).

la rama. El patrón C presenta campos de formación en la mitad superior del borde anterior y los campos de reabsorción se extienden por la mitad superior del borde posterior, dando lugar a una rotación de la mandíbula en sentido de las agujas del reloj respecto a la cara media. Concretamente, este patrón indica que la rama mandibular está rotando en una dirección superoanterior respecto al cuerpo mandibular. La muestra estudiada en esta tesis muestra el patrón clásico de Enlow que indica el crecimiento en dirección posterior y hacia arriba de la rama mandibular. Sin embargo, se observan patrones de variabilidad distintos a los observados por Hans *et al.* (1995) fundamentalmente en los individuos inmaduros. Uno de estos patrones –presente en los especímenes 126 (8 años, masculino) y 101 (12 años, femenino)– muestra en el borde anterior de la rama una distribución inversa de los campos al observado en el patrón B, es decir, reabsorción en la punta de la apófisis coronoides y formación ósea en el resto del borde anterior de la rama, mientras que conserva el patrón B en el borde posterior de la rama. Este patrón podría reflejar el aumento de las dimensiones de la rama mandibular, crecimiento en anchura y en altura, en determinados momentos del desarrollo del individuo inmaduro. Otro patrón observado en los especímenes 218 (10 años, femenino) y 342 (28 años, femenino) se caracteriza por la presencia de pequeños campos de formación en el borde anterior que indicaría, como en el patrón anterior, un aumento de las dimensiones de la rama. Asimismo, se han observado cambios en el patrón del borde posterior de la rama que afecta a los individuos adultos, consistentes en la presencia de campos de reabsorción en la parte central como en los especímenes 342 (28 años, femenino) y 46 (38 años, masculino) o bien se extienden por todo el borde de 52 (38 años, femenino). No obstante, en estos tres individuos la reabsorción se combina con la formación ósea del lado lingual por lo que podemos inferir un crecimiento lateral de esta región de la rama. Estos resultados muestran cambios en el patrón de modelado óseo que influyen en la morfología de la mandíbula, hecho que ha sido observado a lo largo del desarrollo en trabajos previos (Enlow & Harris, 1964; Enlow *et al.*, 1971; Enlow, 1982; Hans *et al.*, 1995; Akgül & Toygar, 2002; Merrot *et al.*, 2005; Gomes & Lima, 2006).

Figura 5.25. Variaciones del patrón de modelado óseo de la superficie bucal y lingual de la rama mandibular. Modificado de Enlow & Harris (1964).



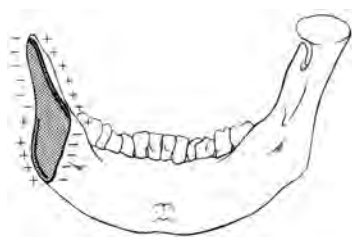


Figura 5.26. Vista posterior de la mandíbula y esquema del crecimiento en V en la región de la apófisis coronoides. Tomado de Enlow (1982).

Además del crecimiento posterior, la rama mandibular muestra un destacado crecimiento lateral en los individuos inmaduros, excepto en la coronoides donde se observa un crecimiento lingual. En general, estos datos se relacionan con la marcada apertura de la arcada mandibular (Enlow & Harris, 1964; Enlow, 1982) y que es consistente con los resultados obtenidos en estudio longitudinales de radiografías de individuos de 10 a 14 años donde se observa además que la anchura mandibular (AG-AG) es mayor que la anchura maxilar (J-J) (Althanasiou *et al.*, 1992; Snodell *et al.*, 1993; Cortella *et al.*, 1997; Huertas & Ghafari, 2001; Yavuz *et al.*, 2004). Los mapas obtenidos en esta tesis podrían relacionarse con la verticalización de la mitad anterior de la rama mediante crecimiento lingual de la coronoides (mitad superior) y crecimiento bucal de la zona de contacto con el cuerpo (mitad inferior), que a su vez estaría relacionado con la marcada cresta endocoronoidea. La mitad posterior estaría relacionada con un fuerte vector de crecimiento bucal y una topografía más aplanada que la observada en la mitad anterior. En vista posterior observamos que la región de la coronoides presenta un crecimiento que sigue el principio de la V, es decir, formación en la parte bucal y reabsorción en la parte lingual, coincidiendo con los resultados de Enlow y Harris (1964) (Figura 5.26). Sin embargo, el patrón propuesto en trabajos previos muestra por un lado que la superficie bucal presenta un campo de reabsorción que se extiende desde la apófisis coronoides hasta el cuello del cóndilo y por otro lado que la superficie lingual presenta un campo de formación que cubre la tuberosidad maxilar y el área situada por delante del foramen mandibular hasta contactar con el campo de la apófisis coronoides. Este patrón indica que la región de la fosa triangular y la tuberosidad presenta un crecimiento lingual, al contrario de lo observado en nuestros datos. Estas diferencias podrían estar relacionadas con variaciones respecto al patrón común que se presentan con elevada frecuencia como se ha observado en trabajos previos (Enlow & Harris, 1964) (Figura 5.25). Sin embargo, ningún espécimen inmaduro de la muestra estudiada en esta tesis muestra reabsorción en el área de la fosa triangular ni formación en la tuberosidad maxilar. El estudio de un grupo de individuos adultos nos permite observar que existen cambios en el desarrollo y que dichos cambios consisten en un aumento de la reabsorción ósea en la superficie bucal y aumento de la formación en la superficie lingual. De este modo, y considerando el patrón de la superficie bucal, observamos que esta etapa se caracteriza por el destacado crecimiento lingual de la mitad anterior de la rama, el crecimiento bucal del gonion y por un aumento de su anchura de la región del cóndilo. Asimismo, destaca la presencia del campo de reabsorción en la región media de la mitad posterior que indica el crecimiento lingual de esta área y que en vista posterior muestra un perfil irregular de

la rama. Una característica a destacar es la similitud entre el patrón de modelado óseo de la superficie lingual de los individuos adultos y el patrón observado por Enlow. De este modo, en los individuos adultos se observa un campo de reabsorción que cubre la tuberosidad maxilar y continúa hacia la región de la apófisis coronoides. Sin embargo, la formación también cubre la región inferior a la tuberosidad y la superficie bucal muestra campos de reabsorción, una distribución de los campos de modelado óseo inversa a la obtenida por Enlow y Harris (1964) y Enlow (1982). Asimismo, no existe coincidencia entre el PMO individual con el patrón de Enlow. Al igual que hemos comentado para los individuos inmaduros, estas diferencias podrían estar relacionadas con la variación respecto del PMOc como se ha observado en trabajos previos (Figura 5.25). En ambos casos, sería necesario un estudio para conocer si existen alguna relación entre las características anatómicas de la mandíbula y los distintos patrones de modelado óseo y explorar las consecuencias en los procesos de crecimiento y por tanto en la morfología mandibular.

Junto con el crecimiento posterior y lateral ocurre el crecimiento superior y posterior del cóndilo mediante reabsorción perióstica y formación endóstica en el cuello del cóndilo, tanto en los individuos inmaduros como en los adultos, coincidiendo con los datos de Enlow y Harris (1964). El cóndilo mandibular es una parte anatómica de especial interés puesto que el crecimiento superior del cóndilo y el crecimiento posterior de la rama permite mantener el contacto de la mandíbula con el esqueleto facial a través de la articulación temporomandibular. De este modo la región condilar mantiene una relación anatómica con el hueso temporal al tiempo que la mandíbula se desplaza hacia abajo y hacia delante. En la región del cóndilo podemos distinguir el cartílago condilar y el tejido óseo condilar que presenta un mecanismo de crecimiento endocondral asociado al crecimiento de una articulación donde se ejerce una presión directa (Enlow, 1982; Shen & Darendeliler, 2005). Esta particular estructura proporciona al cóndilo una capacidad multidireccional para el crecimiento y modelado óseo de repuesta a una gran variedad de desplazamientos y rotaciones mandibulares, a diferencia de las placas epifisarias que crecen linealmente (por ejemplo, la placa epifisaria del fémur). Mientras tiene lugar el crecimiento superior y posterior del cartílago ocurre la formación de hueso cortical endóstico que cubre el tejido óseo endocondral, y que están relacionados con la tensión provocada por la inserción del tejido conectivo y muscular. Asimismo, la actividad ósea del cuello del cóndilo –formación endóstica y reabsorción perióstica– indica que el crecimiento superior de esta región sigue el principio de la V como se esquematiza en la Figura 5.27.

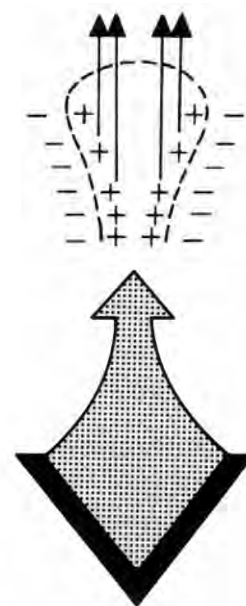


Figura 5.27. Vista posterior del cóndilo donde se observa el crecimiento en V y los procesos de modelado óseo asociados. Tomado de Enlow (1982).

Pan troglodytes

La muestra de *Pan troglodytes* (Tabla 5.2) presenta un mayor porcentaje de superficies del esqueleto facial y la mandíbula erosionadas que en la muestra de *Homo sapiens*. En el caso del individuo adulto 1939-3365 la erosión ha afectado a toda la superficie impidiendo la identificación de los campos de formación y reabsorción de hueso. Este tipo de erosión puede estar relacionada con el tratamiento de limpieza y manipulación del material (ver capítulo 2. Material, páginas 52-53). Hay que señalar que la apófisis cigomática del hueso temporal no se ha podido replicar en ningún individuo debido a la fragmentación y fragilidad de la cortical ósea de esta región.

Individuo	Edad (años)/Sexo	Lado replicado	Lámina
48-439	Inmaduro (<5 años) / Hembra	Derecho	V.19
39-949	Inmaduro (<5 años) / Hembra	Izquierdo	V.20
1939-1001	Inmaduro (5-12 años) / Indet.	Izquierdo	V.21
1939-3374	Inmaduro (5-12 años) / Indet.	Izquierdo	V.22
1939-988	Inmaduro (5-12 años) / Indet.	Derecho	V.23
1939-1002	Inmaduro (5-12 años) / Indet.	Derecho	V.24
23-3-1-1	Adulto (>12 años) / Hembra	Izquierdo	V.25
1939-3367	Adulto (>12 años) / Hembra	Izquierdo	V.26
1939-3379	Adulto (>12 años) / Hembra	Derecho	V.27
1939-3386	Adulto (>12 años) / Macho	Izquierdo	V.28
1939-3362	Adulto (>12 años) / Macho	Izquierdo	V.29

Tabla 5.2. Individuos inmaduros y adultos de *Pan troglodytes* (Natural History Museum, Londres) que conservan el patrón de modelado óseo donde se indican la edad estimada, el sexo, lado replicado y las láminas correspondientes.

1. Patrones de modelado óseo: ejemplares inmaduros

Esqueleto facial Constricción postorbitaria: los individuos 1939-1001 y 1939-998 conservan áreas de formación en la región del hueso frontal próxima a las suturas frontocigomática y esfenofrontal. La región de hueso cigomático muestra en el individuo 1939-1001 un área de formación en el margen de la apófisis frontal del hueso cigomático y próxima a la sutura frontocigomática, mientras que en 1939-998 y 1939-1002 muestra un área en el margen inferior en contacto con el margen de la apófisis frontal. En el caso del individuo 1939-998 se observa un área alargada que discurre por el margen de la apófisis frontal desde la sutura frontocigomática hasta el margen inferior del molde. La región del hueso esfenoides que contacta con la sutura esfenocigomática presenta en los individuos 1939-1001, 1939-998 y 1939-1002 áreas de formación ósea. Las áreas de reabsorción ósea se localizan en los individuos 1939-3374, 1939-998 y 1939-1002 en la zona del hueso cigomático próxima a la apófisis frontal y al margen inferior del molde, y en 1939-1001 y 1939-3374 se localizan al mismo nivel en la sutura esfenocigomática. El individuo 48-439 no conserva áreas de modelado óseo debido a la erosión de la superficie. En el individuo 39-949 la constricción postorbitaria no se pudo replicar debido a la fragilidad del hueso cortical.

Arco superciliar: se caracteriza por la presencia de áreas de formación de hueso en todos los individuos, excepto en los individuos 39-949 y 1939-1002 que no conservan áreas de actividad celular en esta región. Las áreas de deposición se localizan en la depresión postorbitaria por detrás del arco superciliar en la región próxima a la constricción postorbitaria y en la región cercana a la glabella. En el individuo 1939-3374 existen dos áreas continuas de gran tamaño en cada uno de dichos puntos, mientras que en 1939-1001, 48-439 y 1939-998 se observan pequeñas áreas de formación. La extensión de la formación ósea varía entre los individuos. En el individuo 1939-1001 abarca toda la región comprendida entre la constricción postorbitaria y la glabella, en 1939-3374 un área se extiende desde la zona próxima a la constricción postorbitaria hasta una zona próxima al nivel de la hendidura supraorbitaria y otro área desde el nivel de dicha hendidura hasta el contacto con la glabella y los individuos 48-439 y 1939-998 presentan áreas de formación entre el contacto con la constricción postorbitaria y el punto medio del arco superciliar y áreas en la zona de contacto con la glabella. Hay que destacar que el individuo 48-439 presenta un área de formación en la región del borde supraorbitario próximo a la glabella.

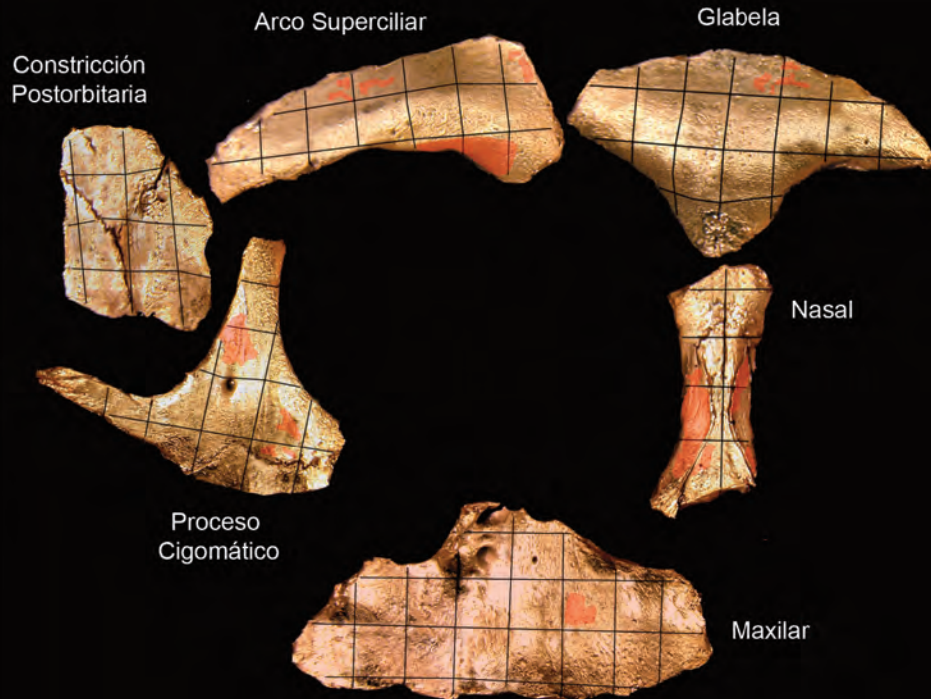


Individuo: 48-439 Edad: Inmaduro Sexo: Hembra

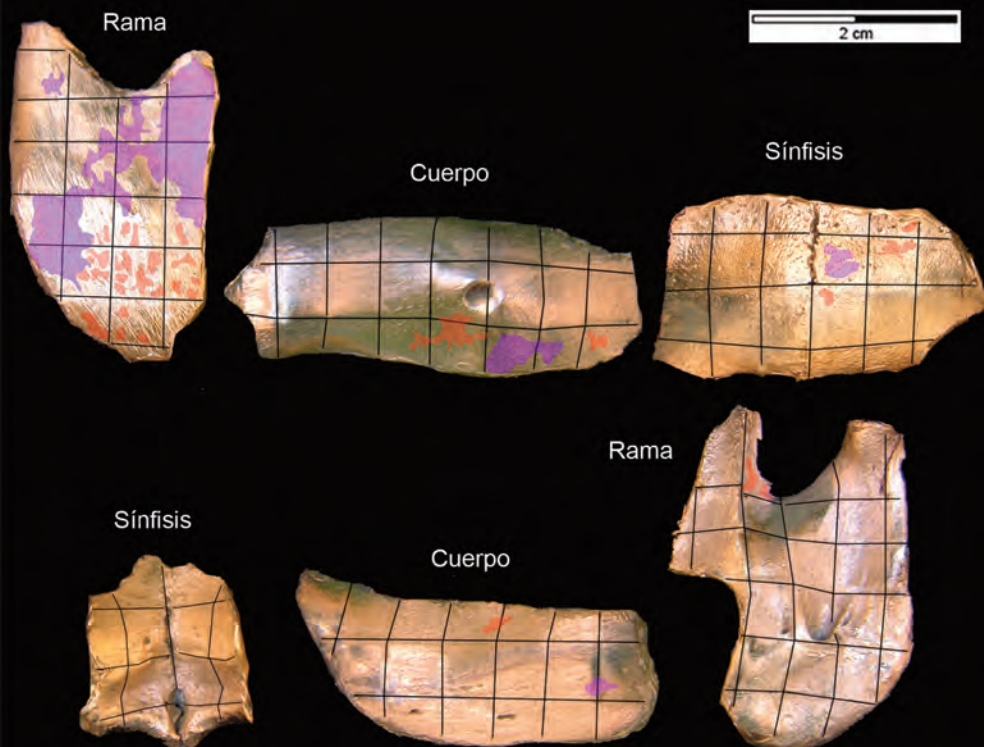
Colección: Colección de Primates - NHM (Londres)

Lado replicado: Derecho

Esqueleto Facial



Mandíbula
Superficie Bucal
Superficie Lingual



Glabela: se caracteriza por la presencia de áreas de formación de hueso, excepto el individuo 1939-1002 que no conserva áreas de actividad celular. Las áreas de formación de los individuos 1939-3374, 39-949, 1939-998 y 48-439 se localizan en la parte central de la constricción situada detrás de la glabella, mientras que en 1939-1001 se sitúan en los extremos próximos a la constricción postorbitaria. En la parte central del toro de la glabella hay una gran área de formación en 1939-3374 y áreas de pequeño tamaño en 1939-1001 y 39-949. Por otro lado, en la parte inferior de la glabella se observa un área en el punto medio entre el contacto con el arco superciliar y la sutura frontomaxilar del lado izquierdo de 1939-1001 y 1939-998, y en el lado derecho de 39-949. En la zona central de esta parte inferior se observan superficies de formación que se extienden desde el toro de la glabella hasta la sutura frontonasal de los individuos 1939-1001 y 1939-3374.

Hueso nasal: los individuos 1939-3374, 1939-1001 y 1939-998 presentan un pequeño área de formación ósea próxima a la sutura frontonasal. Todos los individuos conservan superficies de deposición en el extremo próximo al borde del hueso que constituye parte del orificio nasal y en contacto con la sutura nasomaxilar, excepto el individuo 39-949 que no conserva áreas de actividad celular. En el caso de los individuos 1939-1002 y 48-439 se observa un pequeño área en esta región, mientras que 1939-3374, 1939-1001 y 1939-998 hay un área de mayor tamaño que se extiende desde la sutura internasal hasta la sutura nasomaxilar. No se observan en esta región áreas de reabsorción ósea.

Apófisis frontal del maxilar: presenta un área de formación de hueso en la zona próxima a la sutura nasomaxilar del extremo inferior del hueso nasal de los individuos 1939-3374, 1939-1001 y 1939-998, y además 1939-998 presenta áreas de menor tamaño en la parte superior del hueso nasal próximo a las suturas frontomaxilar y nasomaxilar. En el caso del individuo 48-439 la superficie de la apófisis frontal del maxilar desde la sutura frontomaxilar hasta la zona próxima al extremo inferior del hueso nasal presenta superficies de formación de hueso. Por otro lado, los individuos 39-949 y 1939-1002 no conservan áreas de actividad celular.

Cuerpo del maxilar: se caracteriza por la presencia de áreas de formación ósea y la ausencia casi completa de reabsorción de hueso. Las superficies de deposición se extienden en los individuos 1939-3374 y 1939-1001 horizontalmente desde el contacto con la apófisis frontal del maxilar hasta el orificio infraorbitario, y en 1939-1001 continúa bordeando el margen inferior de la órbita. El orificio infraorbitario presenta en los individuos 1939-

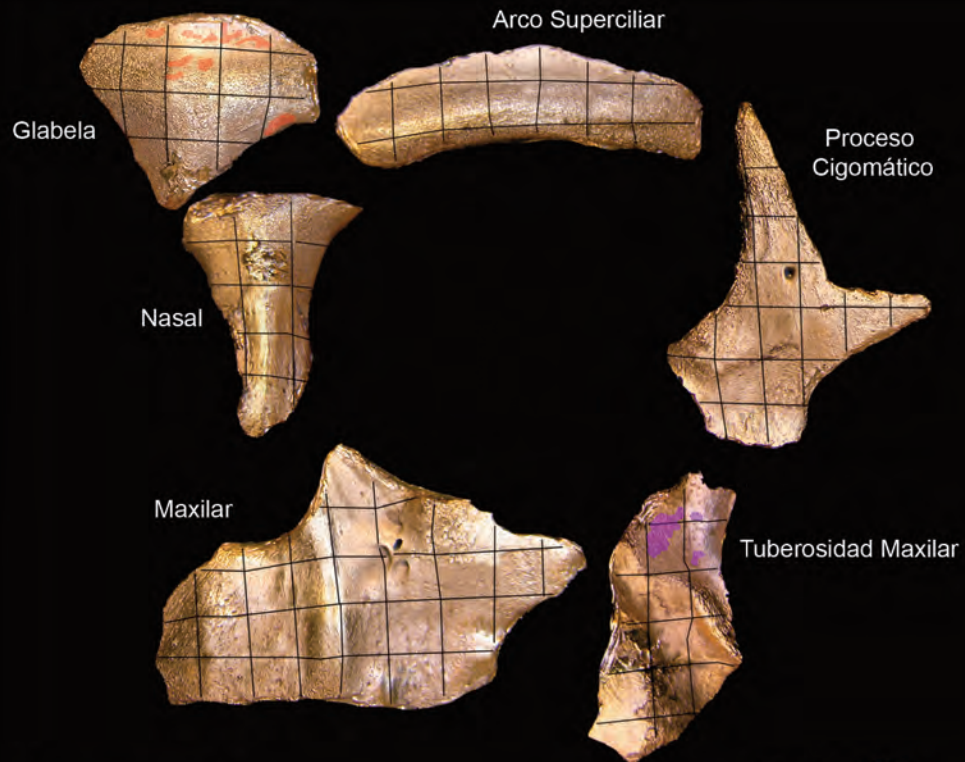


Individuo: **39-949** Edad: **Inmaduro** Sexo: **Hembra**

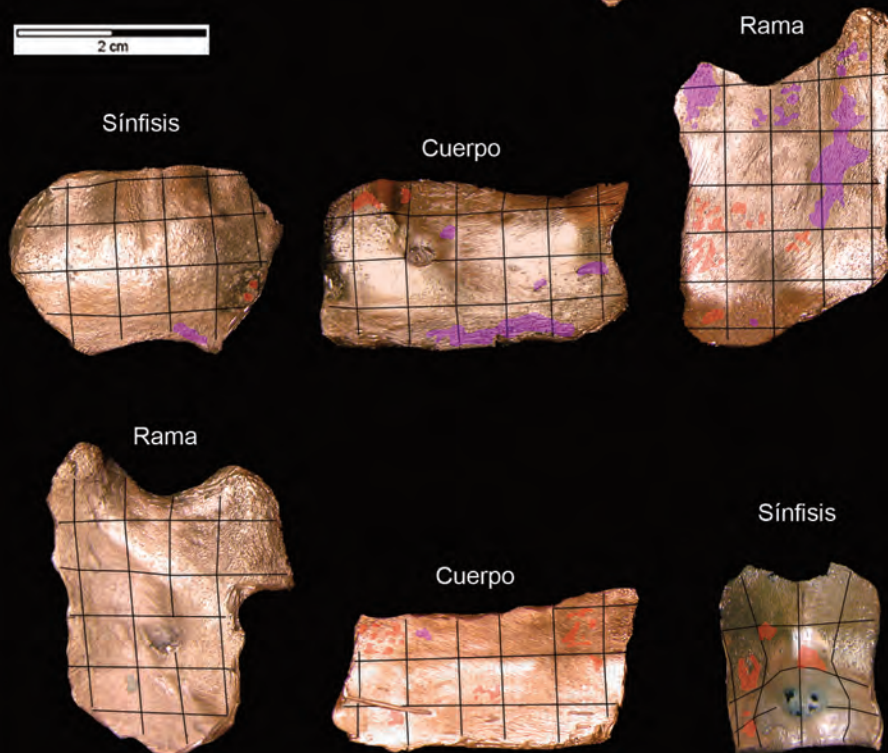
Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Izquierdo**

Esqueleto Facial



Mandíbula
Superficie Bucal
Superficie Lingual



3374, 1939-1001 y 1939-1002 áreas de formación en su parte superior y en 1939-3374, 1939-1001, 1939-1002 y 1939-998 en su parte inferior. En el caso del individuo 1939-3374 el área de formación se extiende entre el contacto con la apófisis frontal y el foramen infraorbitario, y desciende rodeando el borde nasal hasta llegar a la sutura intermaxilar. El individuo 1939-1001 presenta en la región situada por debajo del orificio nasal áreas de formación que se extienden desde el nivel del segundo incisivo hasta la sutura intermaxilar. También se observa en el individuo 1939-998 un área de formación cercano al borde infraorbitario entre el orificio nasal y el foramen infraorbitario y un área al mismo nivel pero cercano al contacto con el componente alveolar del maxilar. Los individuos 1939-1001 y 1939-3374 presentan en el nivel del foramen infraorbitario dos áreas de formación ósea una en el contacto con el componente alveolar y otra entre este área y el foramen infraorbitario. Por otro lado, la región próxima a la sutura cigomáxicomaxilar presenta en 1939-1001 superficies de formación por toda la longitud de la sutura hasta llegar a la tuberosidad maxilar, mientras que en 1939-3374 se muestra sólo en la parte inferior de la sutura extendiéndose hacia la tuberosidad maxilar. Con respecto al componente alveolar del maxilar existen áreas de formación en la región de los incisivos del individuo 1939-3374, y áreas en la zona próxima a la tuberosidad maxilar correspondiente al primer molar. Las áreas de reabsorción identificadas en el cuerpo del maxilar se localizan en el individuo 1939-998 en una zona próxima a la tuberosidad maxilar en contacto con la sutura cigomaticomaxilar, y en 1939-1001 en la parte superior del foramen infraorbitario. El individuo 39-949 no conserva áreas de actividad celular.

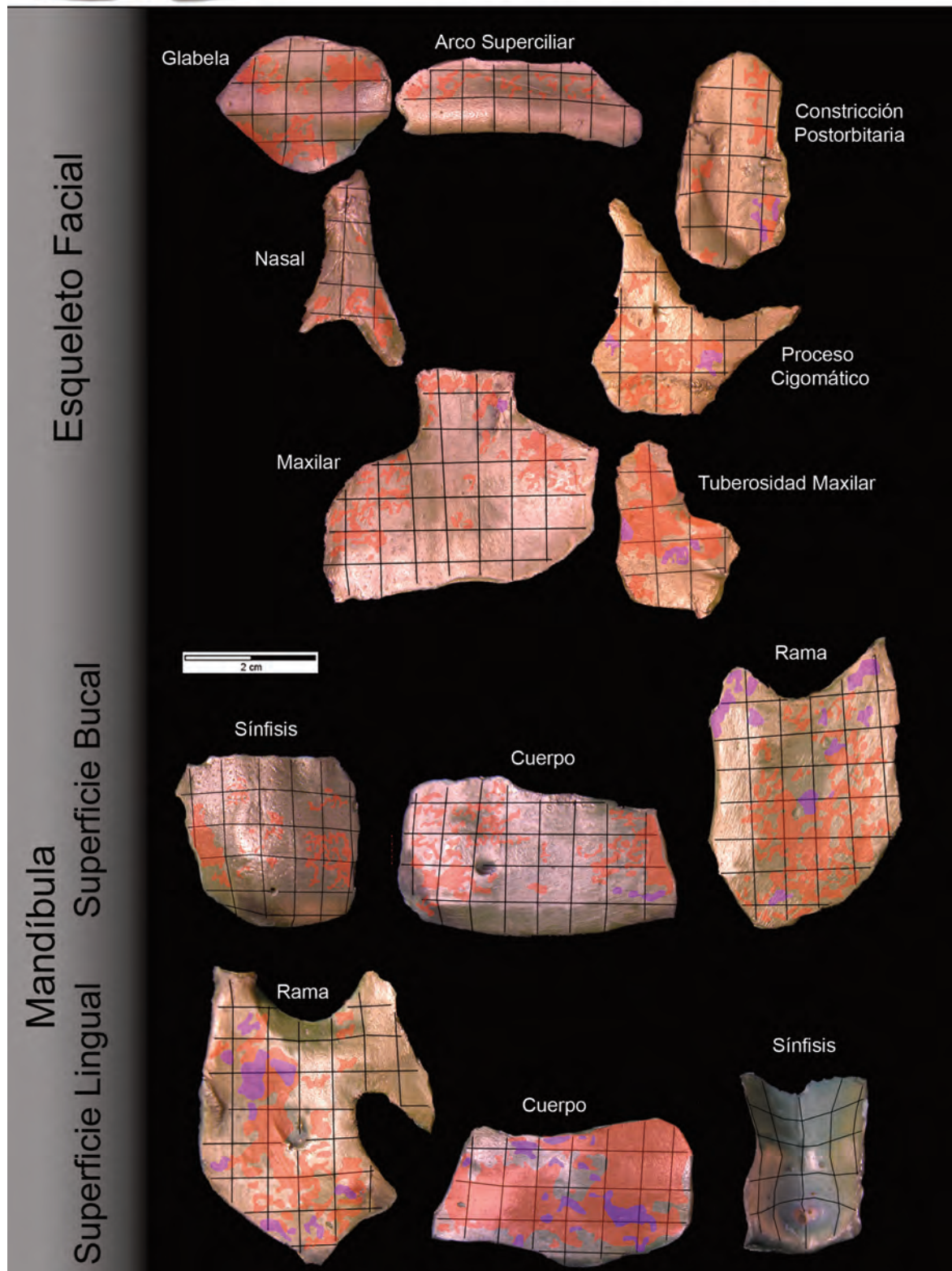
Tuberosidad maxilar: presenta en el componente alveolar un área de formación de hueso en contacto con el margen bucal en los individuos 1939-1001, 1939-998, 1939-1002 y 1939-3374, que en el individuo 1939-1002 se extiende hasta el punto medio de la tuberosidad. El individuo 1939-998 muestra pequeñas áreas de formación en la mitad del componente alveolar próximas al margen lingual. La región de la tuberosidad maxilar que continúa con el cuerpo del maxilar se caracteriza por la presencia de áreas de formación de hueso que en el individuo 1939-1001 cubren toda su superficie, en el individuo 1939-998 existen pequeñas áreas distribuidas verticalmente por la parte central de esta región y en el individuo 1939-1002 se observa una pequeña área en la zona de contacto con el componente alveolar en el margen lingual de la tuberosidad. En cuanto a la actividad de reabsorción ósea, el componente alveolar de la tuberosidad maxilar presenta un área que se localiza próxima al margen bucal (por detrás del área de formación descrito previamente) en el individuo 1939-998 y pequeñas áreas que se distribuyen por el borde inferior desde el margen bucal



Individuo: 1939-1001 Edad: Inmaduro Sexo: Indet.

Colección: Colección de Primates - NHM (Londres)

Lado replicado: Izquierdo



hasta el punto medio del componente alveolar y un pequeño área en la zona de contacto con el cuerpo del maxilar en el individuo 1939-1002. En la región del cuerpo del maxilar se observan tres áreas próximas a la altura de la apófisis cigomática en el individuo 39-949, un área en el margen bucal próxima a la zona de contacto con el componente alveolar y un áreas en la parte media de esta zona de contacto en el individuo 1939-1001. En el caso del individuo 48-439 la constricción postorbitaria no se pudo replicar debido a la fragilidad del hueso cortical.

Hueso cigomático: conserva áreas de formación ósea en la sutura cigomáticomaxilar en la zona próxima al borde infraorbitario del individuo 48-438, cercanas al borde inferior del hueso cigomático de los individuos 1939-3374, 1939-1002 y 1939-998 y en su parte media en 1939-1001. En el individuo 1939-1001 el área de formación se extiende por la región comprendida entre la sutura cigomáticomaxilar y el forámen cigomático facial, desde el borde infraorbitario hasta el inicio del proceso temporal del hueso cigomático. Los individuos 1939-1001, 1939-3374, 1939-998 y 48-439 presentan un área de formación de hueso por encima del foramen cigomático facial que se extiende en 1939-3374, 1939-998 y 48-439 hasta la parte media de la apófisis frontal del hueso cigomático. Por otro lado, el hueso cigomático del individuo 1939-1001 presenta reabsorción de hueso en el inicio del proceso temporal próximo a su borde inferior y 1939-3374 en su borde superior. Existe un pequeño área de reabsorción en el borde orbitario próximo a la sutura cigomáticomaxilar. El individuo 1939-3374 y 48-439 no conserva áreas de actividad celular.

Mandíbula

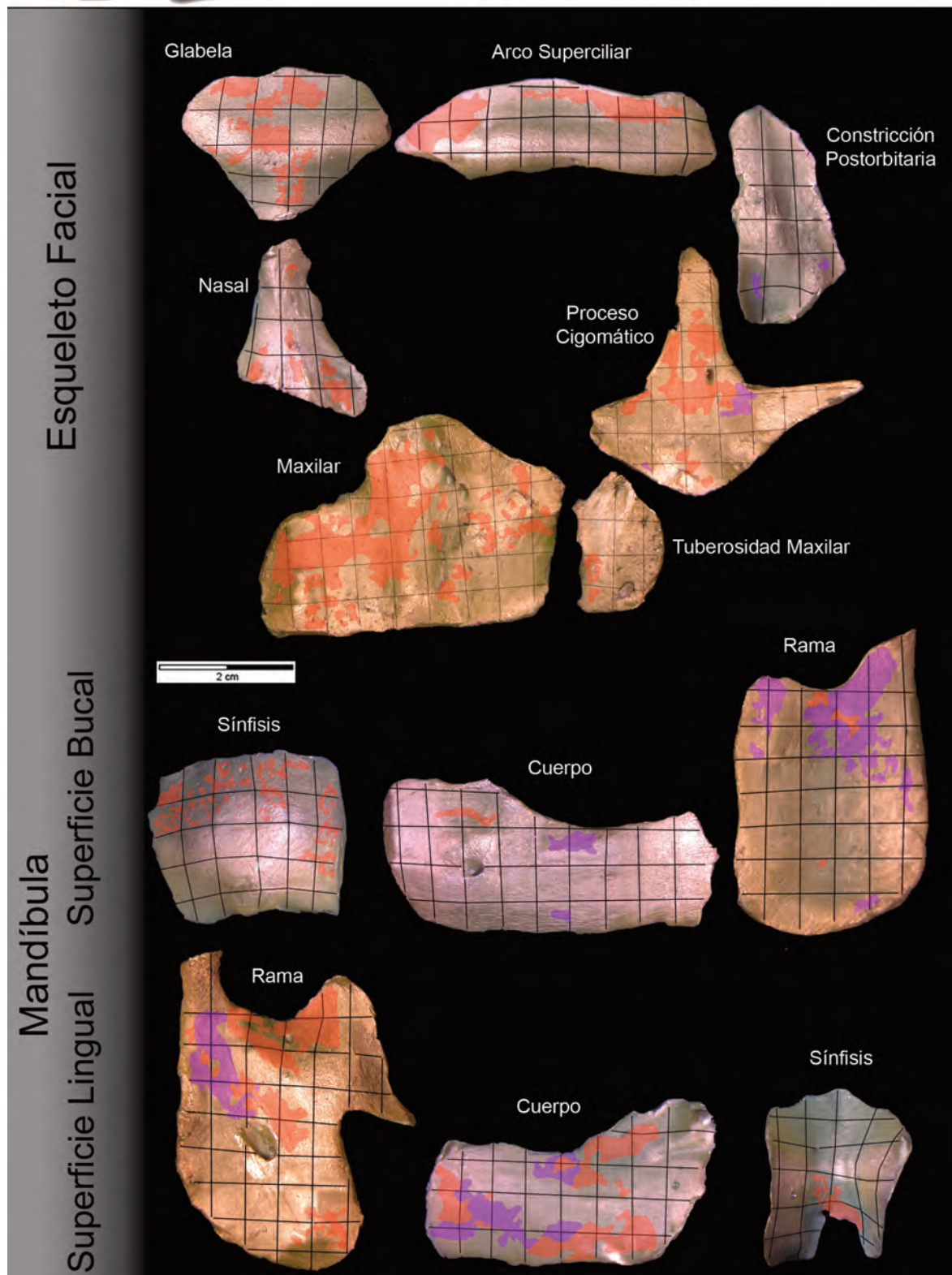
Región Sinfisaria - Superficie Labial: el componente alveolar conserva áreas de formación de hueso en los especímenes 48-439, 1939-1001, 1939-3374 y 1939-998, mientras que los los individuos 39-949 y 1939-1002 no conservan ningún tipo de actividad celular. En 1939-3374 y 1939-998 las áreas de deposición se encuentran distribuidas por toda la superficie del componente alveolar, en 48-439 hay un pequeño área por debajo del canino izquierdo y en 1939-1001 se distingue un pequeño área de deposición en la zona de contacto con el componente basal a nivel del segundo incisivo derecho. En el componente basal existe predominio de la deposición de hueso en los individuos 1939-1001, 1939-3374 y 1939-998 que se distribuyen por la mayor parte de la superficie sinfisaria, mientras que en 48-439 y 39-949 solo se observan pequeñas áreas y en 1939-1002 que no conserva ningún campo de actividad celular. En los especímenes 1939-3374 y 1939-998 se distinguen áreas de deposición en la zona de contacto del componente alveolar y el compo-



Individuo: 1939-3374 Edad: Inmaduro Sexo: Indet.

Colección: Colección de Primates - NHM (Londres)

Lado replicado: Izquierdo



nente basal y se distribuyen desde el canino derecho hasta el segundo incisivo izquierdo. Además, el individuo 1939-998 presenta dos áreas de formación de hueso próximas al borde inferior de sínfisis a nivel del segundo incisivo derecho y otro área de mayor tamaño que la anterior, que se extiende desde el punto medio de la región sinfisaria hasta el borde inferior, a nivel del segundo incisivo izquierdo. En 48-439 se observa un área de formación cercana al punto medio de la línea sinfisaria por debajo del área de reabsorción a nivel del primer incisivo izquierdo y 39-949 dos pequeñas áreas próximas al borde inferior de la sínfisis a nivel del canino izquierdo. Las áreas de reabsorción se localizan en la zona de contacto del componente alveolar y basal, próxima a la línea sinfisaria y a nivel del primer incisivo izquierdo en 48-439, y en el mismo nivel pero paralela al borde inferior de la región sinfisaria en 39-949 y 1939-998. También se identifican áreas de reabsorción en el componente basal que se distribuyen en el individuo 1939-998 por debajo de los incisivos centrales, en 1939-1001 y 1939-998 a nivel del canino derecho, y en 1939-1001 y 1939-3374 a nivel del canino izquierdo.

Región Sinfisaria - Superficie Lingual: los individuos 39-949, 1939-3374, 1939-998 y 1939-1002 conservan áreas de actividad celular en la superficie lingual, mientras que los especímenes 48-439 y 1939-1001 presentan la superficie erosionada. En el componente alveolar el individuo 1939-998 presenta dos áreas de deposición por debajo del incisivo central izquierdo y un área por debajo del canino izquierdo. En el componente basal existen áreas de formación localizadas en la línea sinfisaria en el individuo 1939-998, por encima de la zona de la fosa geni y rodeándola por su lado izquierdo desde la zona de contacto con el componente alveolar hasta el borde inferior en los individuos 1939-998 y 39-949, y un área de formación de hueso por debajo de la zona de la fosa geni en 1939-3374. El individuo 1939-1002 es el único que presenta un área de reabsorción localizado en la línea sinfisaria por encima de la zona de la fosa geni.

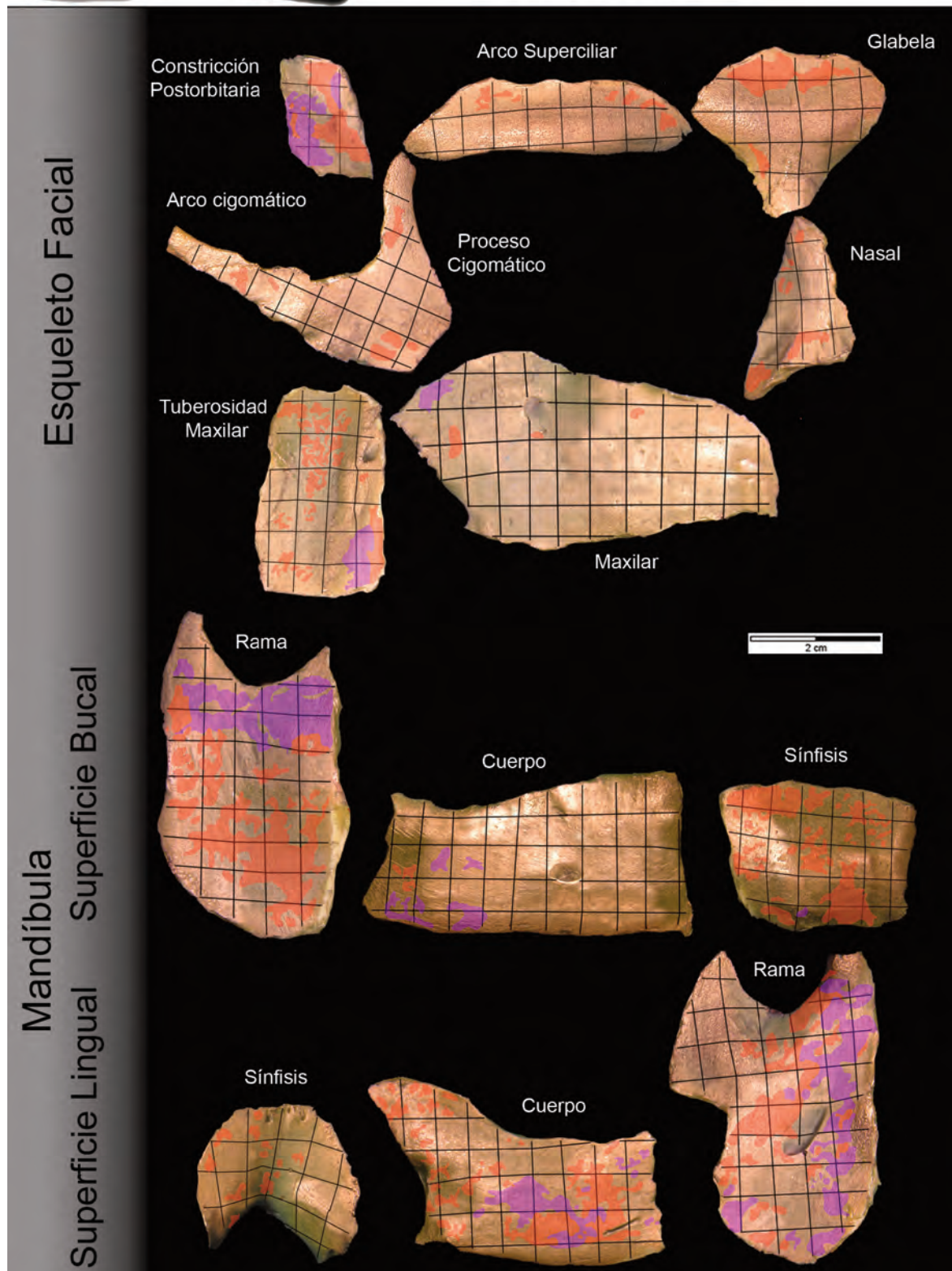
Cuerpo mandibular - Superficie Bucal: el componente alveolar de los individuos 39-949, 1939-1001 y 1939-3374 presenta áreas de formación de hueso en la región comprendida entre el canino y la zona situada por encima del foramen mentoniano, y 1939-1001 muestra además áreas de formación de hueso en la zona de contacto cuerpo-rama mandibular. El individuo 48-439 muestra un área de reabsorción y un área de formación en la región del primer premolar (por detrás del foramen mentoniano). El resto de la superficie del componente alveolar no conserva áreas de actividad celular. En el componente basal, el individuo 1939-1001 presenta áreas de formación de hueso en el área entre el nivel del canino hasta la parte



Individuo: **1939-998** Edad: **Inmaduro** Sexo: **Indet.**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Derecho**



posterior del foramen mentoniano desde el componente alveolar hasta la parte inferior del cuerpo mandibular sin llegar al borde. En este individuo también se observan dos pequeñas áreas de formación ósea en la parte media del cuerpo a nivel del segundo premolar y en la zona comprendida entre el segundo molar y la zona de contacto con la rama mandibular, desde el componente alveolar hasta el nivel del foramen mentoniano. El individuo 1939-998 presenta una pequeña área de deposición de hueso en la zona de contacto con la rama a nivel del foramen mentoniano y en 48-439 por debajo del primer premolar, entre la zona de contacto con el componente alveolar y la parte superior del foramen mentoniano.

En cuanto a la actividad de reabsorción ósea se han conservado áreas en la parte posterior del foramen mentoniano del individuo 39-949, un área a nivel del primer molar en la zona de contacto del componente alveolar con el basal de 1939-3374, dos áreas en la zona de contacto con la rama (lo que corresponde a la región de la protuberancia lateral a nivel del primer molar) de 39-949, 1939-1001 y 1939-998, y un área que discurre paralelo al borde inferior del cuerpo desde el nivel del foramen mentoniano en 39-949 o desde el nivel del primer molar en 1939-998 hasta la zona de contacto con la rama. El individuo 1939-1002 no conserva áreas de actividad celular en la superficie bucal del cuerpo mandibular.

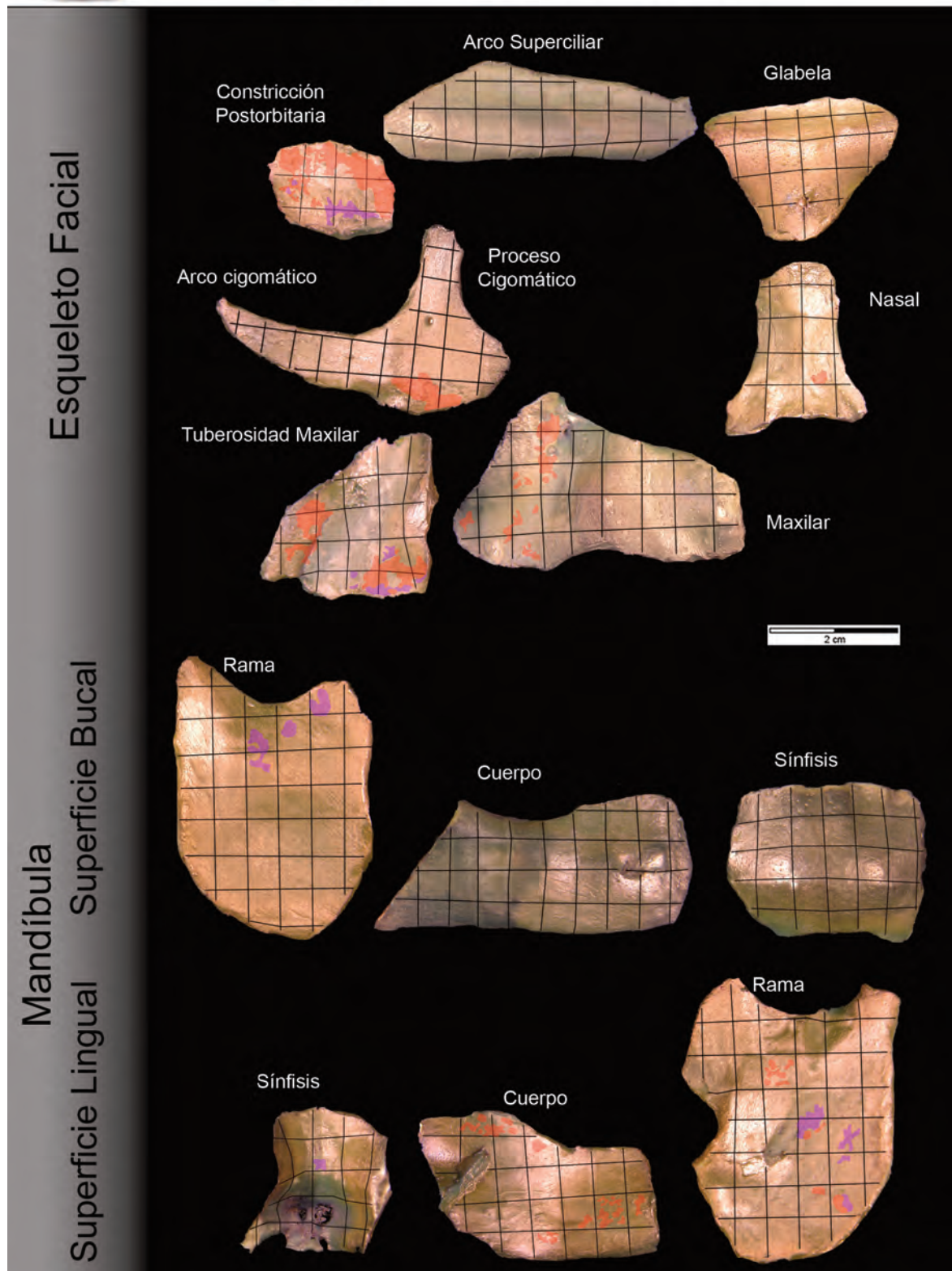
Cuerpo mandibular - Superficie Lingual: el componente alveolar conserva superficies de formación de hueso desde el canino hasta la zona de contacto con la rama mandibular. En el individuo 1939-1001 se observa un área de formación continuo desde el canino hasta el primer molar, y en el individuo 1939-3374 hay un área que se localiza en la zona del primer y el segundo premolar. En los individuos 39-949, 1939-998 y 1939-1002 se conservan pequeñas áreas de deposición en la región anterior en contacto con la sínfisis, y en 39-949 y 1939-998 en el extremo posterior a nivel del segundo molar. El individuo 48-439 presenta una pequeña área de formación a nivel del segundo premolar. Las áreas de reabsorción ósea en el componente alveolar se localizan en el individuo 1939-1001 por debajo del segundo premolar y del primer molar, y en 1939-3374 por debajo del segundo premolar. El componente basal del individuo 1939-1001 presenta un área de deposición continuo que abarca toda la fosa sublingual y se extiende posteriormente por toda la fosa submandibular hasta la zona de contacto con la rama, abarcando desde el componente alveolar hasta una región paralela al borde inferior del cuerpo mandibular. En los individuos 1939-3374 y 1939-998 no existe un área continua como en 1939-1001, sino que se han identificado áreas de distinto tamaño. De este modo, en 1939-3374 se observa



Individuo: **1939-1002** Edad: **Inmaduro** Sexo: **Indet.**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Derecho**



un área a nivel del primer premolar en la parte media del cuerpo y un campo por encima de la línea milohioidea a nivel del segundo premolar, en contacto con la deposición descrita en el componente alveolar. En 1939-998 se distinguen pequeñas áreas de formación a nivel del canino desde el componente alveolar hasta el borde inferior del cuerpo, que se extienden diagonalmente hacia el primer premolar. En 39-949 se observan un área en la fosa sublingual a nivel del canino en la parte media del cuerpo, en la fosa submandibular a nivel del primer premolar por debajo de la línea milohioidea, y otra situada en una zona paralela al borde inferior próximo al contacto con la rama. El individuo 1939-1002 presenta una banda de pequeñas áreas de formación ósea que discurren diagonalmente en la fosa submandibular desde la zona próxima al borde inferior del cuerpo mandibular a nivel del primer premolar hasta la zona de contacto con la rama en la parte media del cuerpo.

Las áreas de reabsorción en el componente basal se localizan principalmente en la fosa submandibular de los individuos 1939-3374, 1939-998 y 1939-1001. El individuo 1939-3374 presenta un área continuo de reabsorción desde una zona próxima al borde del cuerpo a nivel del segundo premolar que se extiende diagonalmente hacia arriba por la zona del primer molar, y de donde sale una rama hacia abajo hasta el contacto con la rama mandibular. En 1939-1001 se conservan áreas de pequeño tamaño próximas a la línea milohioidea a nivel del segundo premolar, un área junto al borde inferior al mismo nivel, y en la zona de contacto con la rama próximo al componente alveolar. El individuo 1939-998 muestra áreas de reabsorción que se extienden hacia la fosa submandibular y desciende a nivel del primer molar hacia el borde inferior del cuerpo, otras áreas de menor tamaño por encima del campo descrito previamente, y en la zona de contacto con la rama desde el componente alveolar hasta la parte inferior sin llegar al borde. En la fosa sublingual la reabsorción de hueso se localiza en una zona paralela a la línea milohioidea donde se observan dos áreas de pequeño tamaño próximos al componente alveolar a nivel del primer premolar en el individuo 1939-1001, un área en la región media del cuerpo a nivel del primer premolar que se extienden hacia la fosa submandibular ocupando la anchura del premolar en los individuos 1939-998 y 1939-1001, y una pequeña área a nivel del canino y por debajo del campo anterior en 1939-1001. Asimismo, el individuo 48-439 presenta un área de reabsorción en la parte media del cuerpo en la zona de contacto con la rama. Los individuos 1939-1002 y 39-949 no conservan reabsorción de hueso en la superficie lingual del cuerpo mandibular.

Rama mandibular - Superficie Bucal: la superficie bucal se caracteriza por la presencia de áreas de reabsorción ósea en la mitad superior de la rama. La apófisis coronoides conserva áreas de reabsorción que en el individuo 48-439 se extienden por toda la superficie de la apófisis y desciende por el borde anterior de la rama hasta llegar a la línea oblícuca externa, mientras que en 1939-998 alcanza la mitad del borde anterior. En los individuos 39-949 y 1939-3374 existe un área en el ápice de la apófisis que se extiende hacia abajo –un centímetro aproximadamente– sin contactar con el borde anterior de la rama, y en 1939-3374 se observa por debajo un área más pequeña que el anterior. Por otro lado, 1939-1001 y 1939-1002 conservan un área de reabsorción en la parte más cercana a la fosa triangular del ápice de la apófisis, y en 1939-1001 existen dos áreas en el ápice de la apófisis y por debajo un área alargada que discurre por el borde anterior de la rama sin llegar a su punto medio. En el individuo 1939-998 el área de reabsorción de la apófisis coronoides continúa hacia la parte posterior de la rama cubriéndola totalmente, mientras que en 48-439 alcanza la parte inferior y central de la fosa triangular. Esta fosa presenta áreas de pequeño tamaño en 39-949, dos áreas en la parte inferior de la fosa en 1939-1002, una pequeña área en la parte posterior en 1939-1001, y un área de reabsorción que cubre la fosa triangular y se extiende hacia la parte posterior en 1939-3374. Desde la fosa triangular las superficies de reabsorción se extienden en los individuos 1939-3374 y 1939-998 de forma continua hacia la parte posterior de la rama y en los individuos 48-439, 39-949 y 1939-1001 se observan pequeñas áreas. En 1939-3374 el área de reabsorción se extiende desde la fosa triangular cubriendo la mitad anterior de la base del cóndilo en contacto con el borde posterior de la escotadura sigmoidea, mientras que en 1939-998 se extiende horizontalmente hasta una zona paralela al borde posterior de la rama. Además, el individuo 1939-3374 presenta una banda de áreas de reabsorción que se distribuyen diagonalmente desde la parte inferior de la fosa triangular hasta la parte media del borde posterior de la rama. En 48-439, 39-949, 1939-1001 y 1939-998 se conservan áreas de reabsorción en la base del cuello del cóndilo. Por otro lado, todos los individuos, excepto 1939-998 y 1939-1002, muestran áreas de reabsorción se extienden por la región posterior de la rama. En 39-949 y 1939-1001 las áreas relacionadas con esta actividad celular se distribuyen desde la base del cóndilo hacia la parte central de la rama pero en 39-949 se observa un área continua, mientras que en 1939-1001 se distinguen un campo en la base del cóndilo, un área en el punto medio de la rama y otro área entre las dos anteriores. En 48-439 la reabsorción se extiende como un área alargada desde la fosa triangular hacia la parte superior del gonion donde aumenta su tamaño. Por último, cabe destacar

la presencia de reabsorción cerca del borde del gonion, un área en la parte posterior a nivel del cuello del cóndilo en 1939-3374, y otro área a nivel de la escotadura sigmoidea en 1939-1001.

Las áreas de formación de la superficie bucal de la rama se localizan en el individuo 1939-998 en la mitad del borde anterior de la rama, en 1939-1001 se observa a nivel del ápice de la apófisis coronoides un área paralela al borde anterior que se extiende verticalmente entre el nivel del punto medio hasta el extremo final del borde anterior de la rama. La fosa triangular del individuo 1939-1001 presenta áreas de formación que se extienden posteriormente hasta alcanzar la mitad anterior de la base del cuello del cóndilo, mientras que en 1939-3374 se observa un área en la fosa triangular y otra por debajo de ésta. La región posterior de la rama presenta áreas de formación en los individuos 1939-1001 y 1939-998. En estos dos individuos se observan áreas que se extienden desde la base del cuello del cóndilo por el borde posterior de la rama, cubre la fosa maseterica y la región del gonion y alcanza el borde inferior a nivel de la punta de la apófisis coronoides, donde contacta con las áreas de formación de extensión vertical y paralelos al borde anterior. Los individuos 39-949, 48-439 y 1939-998 conservan áreas de formación de hueso en la zona de contacto de la rama con el cuerpo desde el extremo inferior del borde anterior de la rama hasta el borde inferior de la rama.

Rama mandibular - Superficie Lingual: en la superficie lingual de la rama se observa una distribución de las actividades celulares que toman como referencia una diagonal trazada desde la parte anterior de la base del cuello del cóndilo, pasa por encima del foramen mandibular y el surco milohioideo, y llega hasta el borde inferior de la rama próximo a la zona de contacto con el cuerpo mandibular. Teniendo en cuenta esta referencia observamos que la formación de hueso se localiza en la zona situada por encima de esta diagonal que comprende la apófisis coronoides y la zona de contacto con el cuerpo. La reabsorción de hueso se encuentra por debajo de la diagonal que incluye la región maseterica por debajo del surco milohioideo, el borde posterior de la rama y el cuello del cóndilo. La formación de hueso se localiza en la zona comprendida entre la cresta endocoronoidea y toda la superficie de la fosa triangular interna del individuo 1939-3374, mientras que en 48-439 y 1939-1001 hay dos pequeñas áreas situadas en la parte posterior de la cresta endocoronoidea. Los individuos 1939-1001, 1939-998 y 1939-1002 presentan áreas de formación en la región situada por debajo de la fosa triangular y próxima a la cresta endocoronoidea. En los individuos 1939-1001, 1939-998 y 1939-3374 se conservan áreas de deposición que se distribuyen

desde el contacto rama-cuerpo mandibular y por encima del surco milohioideo hasta el foramen mandibular. Estas áreas de formación continúan desde el foramen mandibular hasta la base del cuello del cóndilo. Asimismo, los individuos 1939-1001, 1939-998 y 1939-3374 presentan campos de formación en la región del gonion próxima al contacto con el cuerpo. También se observan áreas de formación en la región del gonion situada por debajo del surco milohioideo. En el caso del individuo 1939-1001 el área de formación que discurre por encima del foramen mandibular se extiende hacia la parte inferior ocupando parte de la superficie que penetra en dicho foramen. Desde este punto continúa su extensión hacia el borde posterior de la rama hasta el nivel del inicio del cuello del cóndilo y se amplía hacia la parte inferior cubriendo la región del gonion. También se encuentran pequeñas áreas de formación por debajo del foramen mandibular en 1939-998, dos áreas en la zona de los tubérculos pterigoideos en 1939-1002, y áreas de formación en la parte inferior del contacto rama-cuerpo próximo al borde inferior en los individuos 1939-1001, 1939-998 y 1939-3374.

Las áreas de reabsorción ósea se localizan en la base del cuello del cóndilo y se extienden como un área continua hacia el foramen mandibular en los individuos 1939-3374 y 1939-998. En 1939-1001 se observa un área en el cuello del cóndilo y cuatro áreas de distinto tamaño que se extienden hacia el foramen mandibular sin llegar a alcanzarlo, mientras que en 1939-1002 hay un área próxima a dicho foramen. Asimismo, el individuo 1939-998 muestra una superficie de reabsorción que se extiende por la parte posterior del foramen mandibular, como una banda vertical paralela al borde posterior de la rama, hasta llegar al borde inferior en la región del gonion. En 1939-1001 y 1939-1002 no existe un área de reabsorción continua como en el caso anterior, sino que se observa un área entre el foramen mandibular y el borde posterior de la rama y un área en el borde inferior de la rama a nivel del foramen mandibular. El individuo 1939-1001 presenta un área de reabsorción en la zona de contacto de la rama y el cuerpo del individuo. Hay que destacar que la zona comprendida entre la cresta endocoronoidea y el borde anterior de la rama de todos los individuos, así como toda la superficie interna de la rama del individuo 39-949 no conserva ningún tipo de superficie relacionada con la actividad celular.

2. Patrones de modelado óseo: ejemplares adultos

Esqueleto Facial Constricción postorbitaria: en los individuos adultos no se aprecian las suturas frontocigomática y esfenofrontal, posiblemente por la fusión completa de estas suturas. Por esta razón, hacemos referencia en la descripción de los campos de modelado óseo a la parte superior e inferior de la constricción postorbitaria. Esta región presenta áreas de formación de hueso en su parte inferior que se extiende desde el contacto con la apófisis frontal del hueso cigomático hasta la zona próxima al hueso esfenoides en el individuo 1939-3362, áreas en la zona próxima al hueso esfenoides en los individuos 1939-3367 y 1939-3386 y un área próxima a la apófisis frontal del hueso cigomático en 1939-3367. En cuanto a la reabsorción, se conservan áreas en la parte superior de la constricción a nivel del arco superciliar y en contacto con el margen de la apófisis frontal del maxilar en 1939-3386. En contacto con este margen encontramos dos áreas de reabsorción a nivel del arco superciliar en 1939-3379 y un área a nivel de la sutura frontocigomática en los individuos 1939-3362 y 1939-3386. El individuo 23-3-1-1 presenta la superficie de esta región erosionada y no conserva áreas de modelado óseo.

Arco superciliar: los individuos 1939-3386 y 1939-3379 conservan áreas de actividad celular, mientras que los individuos 23-3-1-1, 1939-3367 y 1939-3362 presentan la superficie completamente erosionada. En 1939-3379 se observa un área próxima a la constricción postorbitaria, un área en el borde supraorbitario que se extiende desde una zona próxima a la sutura frontocigomática hasta la mitad del arco superciliar y dos áreas de pequeño tamaño próximas a la glabella. En el caso del individuo 1939-3386 hay una pequeña área de formación en la parte media del arco superciliar próxima a la sutura frontocigomática. En cuanto a la reabsorción ósea, se ha identificado un área en la parte media del arco superciliar próxima a la constricción postorbitaria en los individuos 1939-3379 y 1939-3386, que en 1939-3386 se extiende hasta la zona de formación ósea situada en la parte media del arco superciliar.

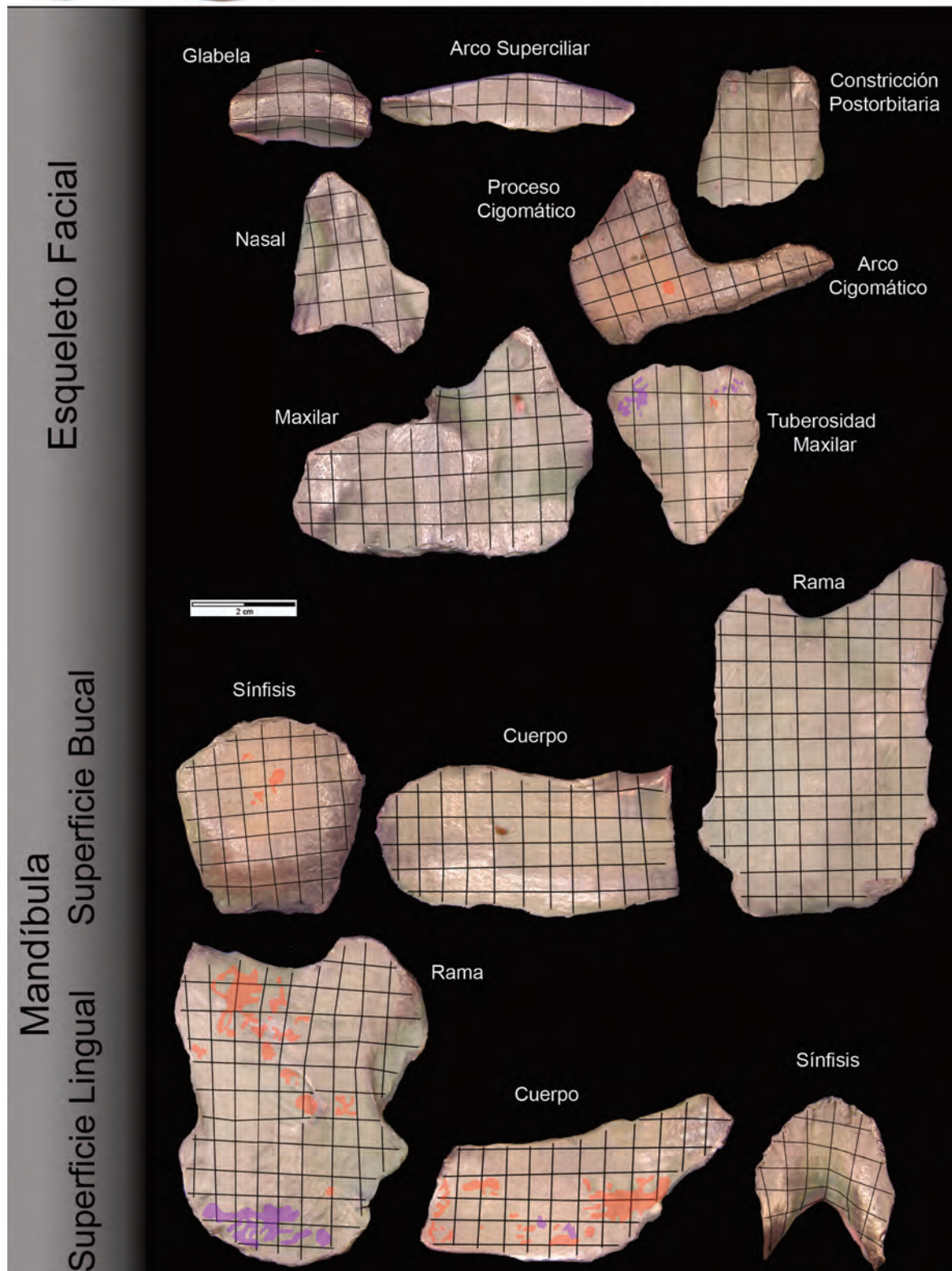
Glabela: el individuo 1939-3379 presenta áreas de formación ósea en la parte superior próxima a la constricción postorbitaria, el individuo 1939-3362 conserva áreas en el toro de la glabella que contacta con el arco superciliar y el individuo 1939-3367 presenta áreas en la parte inferior de la glabella que contacta con el hueso nasal. Los individuos 23-3-1-1 y 1939-3386 no conservan áreas de remodelación en esta región.



Individuo: **23-3-1-1** Edad: **Adulto** Sexo: **Hembra**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Izquierdo**



Hueso nasal: los individuos 23-3-1-1, 1939-3367, 1939-3386 y 1939-3362 presentan la superficie de esta región erosionada, mientras que el individuo 1939-3379 conserva un área de formación ósea que se extiende desde la sutura frontonasal hasta el borde inferior de este hueso.

Apófisis frontal del maxilar: el individuo 1939-3379 conserva áreas de formación de hueso que en se extiende de modo continuo por toda la superficie de esta región del maxilar, desde la sutura frontomaxilar hasta el cuerpo del maxilar. Los individuos 1939-3362 y 1939-3386 presentan áreas de pequeño tamaño distribuidas desde una zona próxima a la sutura frontomaxilar hasta la zona que contacta con el cuerpo del maxilar en la parte media e inferior de la apófisis frontal maxilar. Los individuos 23-3-1-1 y 1939-3367 no conservan áreas de modelado óseo en esta región del maxilar.

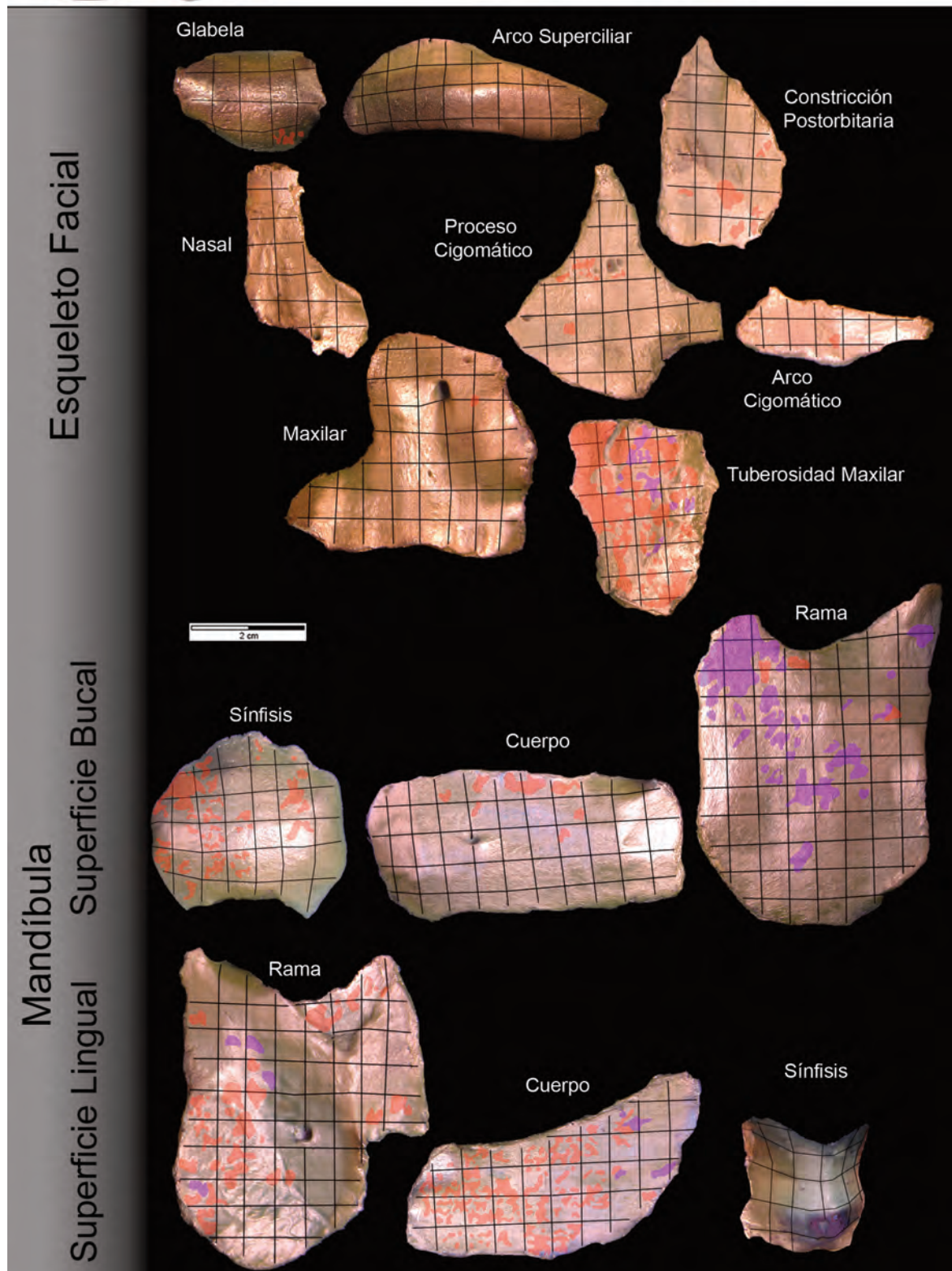
Cuerpo del maxilar: los individuos 1939-3386 y 1939-3362 conservan áreas de formación ósea en la zona de contacto con la apófisis frontal maxilar próxima al borde del orificio nasal. En el individuo 1939-3379 las áreas de formación se extienden por todo el contacto con la apófisis frontal desde el borde infraorbitario hasta el borde inferior del orificio nasal. Asimismo, en 1939-3379 las áreas de formación se extienden por el borde infraorbitario y por la zona próxima a la sutura cigomáticomaxilar hasta llegar a su borde inferior, de modo que el foramen infraorbitario presenta áreas de formación alrededor de su mitad superior. La mitad inferior del foramen infraorbitario presenta áreas de formación en el individuo 1939-3362. Por debajo del foramen infraorbitario y a nivel de la espina nasal anterior se observan áreas de formación en los individuos 1939-3362 y 1939-3386. La región situada por debajo del orificio nasal del individuo 1939-3379 presenta un área de formación en el borde inferior del orificio nasal próximo a la sutura intermaxilar y otro área a nivel del incisivo lateral que se extiende verticalmente hasta contactar con el componente alveolar. En el individuo 1939-3386 se observan tres pequeñas áreas localizadas por debajo de la espina nasal anterior, un área a nivel del incisivo central y otro área a nivel del incisivo lateral. En el individuo 1939-3362 se observa un área alargada que se extiende desde la espina nasal anterior hasta el nivel del incisivo lateral. El individuo 1939-3367 presenta una pequeña área de formación entre el foramen infraorbitario y la sutura cigomáticomaxilar. En cuanto a la actividad de reabsorción de hueso, el cuerpo del maxilar presenta pequeñas áreas en el lado izquierdo del foramen infraorbitario en el individuo 1939-3362 y en la zona próxima a la parte inferior de la sutura cigomáticomaxilar en 1939-3379. Asimismo, el individuo 1939-3379 presenta en el componente alveolar un área de deposición que se extiende por la región de los incisivos centrales



Individuo: **1939-3367** Edad: **Adulto** Sexo: **Hembra**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Izquierdo**



y laterales, mientras que 1939-3386 muestra un pequeño área en el incisivo central próxima a la sutura intermaxilar, y los individuos 1939-3386 y 1939-3362 muestran un área en el incisivo lateral. El componente alveolar del individuo 1939-3379 conserva una pequeña área de reabsorción localizada a nivel del primer molar. El individuo 23-3-1-1 no conserva áreas de actividad celular en esta región de la cara.

Tuberosidad maxilar: los individuos 1939-3367 y 1939-3386 presentan áreas de formación de hueso que cubren su superficie desde el nivel de la apófisis cigomática hasta el borde inferior. El componente alveolar, presenta áreas de formación por toda su superficie en los individuos 1939-3367 y 1939-3386, mientras que en el individuo 1939-3379 se observan dos pequeñas áreas en su parte media. En el cuerpo del maxilar de la tuberosidad maxilar, el individuo 1939-3379 presenta áreas de formación en la parte superior a la altura de la apófisis cigomática y el individuo 23-3-1-1 presenta una pequeña área de formación próxima al margen lingual de la tuberosidad a nivel de la apófisis cigomática. En cuanto a la actividad de reabsorción ósea, se observan áreas a nivel de la apófisis cigomática que ocupan la mitad próxima al margen lingual en el individuo 1939-3362, que se encuentran en dos grupos, uno localizado en el margen bucal y otro en el margen lingual del individuo 23-3-1-1, y otro que se extienden verticalmente, desde la parte central hasta la parte media de la tuberosidad en el individuo 1939-3367. El individuo 1939-3386 presenta un gran área de reabsorción en la mitad de la zona de contacto con el componente alveolar próxima al margen lingual y un área en esta zona próxima al margen bucal.

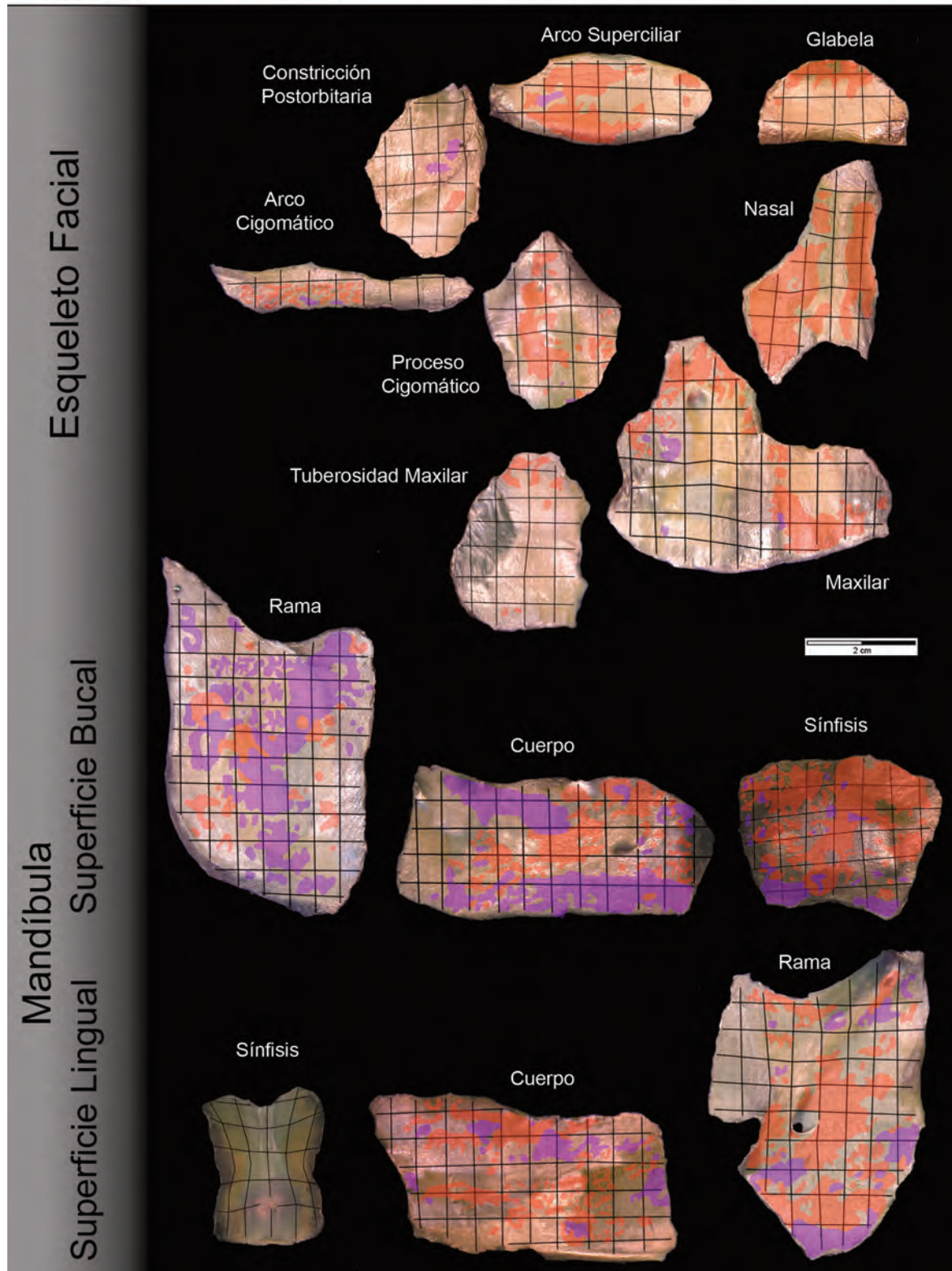
Hueso cigomático: el individuo 1939-3379 conserva un área de formación que se extiende desde el contacto con la apófisis frontal del hueso cigomático hasta el borde inferior de este hueso. En 1939-3367 las superficies de formación se extienden horizontalmente desde la parte inferior del foramen cigomático facial hasta el borde orbitario, y presenta también una pequeña área en una zona próxima a la sutura cigomáticomaxilar a nivel del borde inferior del proceso temporal del hueso cigomático. El individuo 23-3-1-1 conserva una pequeña área próxima al borde inferior del hueso cigomático a nivel del foramen cigomático facial. En 1939-3386 se observa una pequeña área en el borde infraorbitario próxima a la sutura cigomático maxilar. El individuo 1939-3362 presenta una pequeña área de formación por encima del foramen cigomático facial y en la región media de la sutura cigomáticomaxilar, donde también se distingue una pequeña área de reabsorción ósea.



Individuo: **1939-3379** Edad: **Adulto** Sexo: **Hembra**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Derecho**



Mandíbula Región sinfisaria - Superficie labial: se observa una distribución clara de las actividades de modelado óseo donde predomina la formación de hueso. En el componente alveolar, las áreas de deposición se distribuyen por toda la superficie en el individuo 1939-3379 y por la mitad izquierda en el individuo 1939-3362. En el resto de los individuos se conservan áreas de pequeño tamaño localizadas a nivel del canino derecho en 1939-3386 y 1939-3367, a nivel del incisivo central izquierdo y a nivel del incisivo lateral derecho en 1939-3367, y a nivel del incisivo central derecho en 23-3-1-1. Por otro lado, se han observado áreas de reabsorción ósea en el componente alveolar de 1939-3379 en la línea sinfisaria y dos pequeñas áreas a nivel del canino derecho.

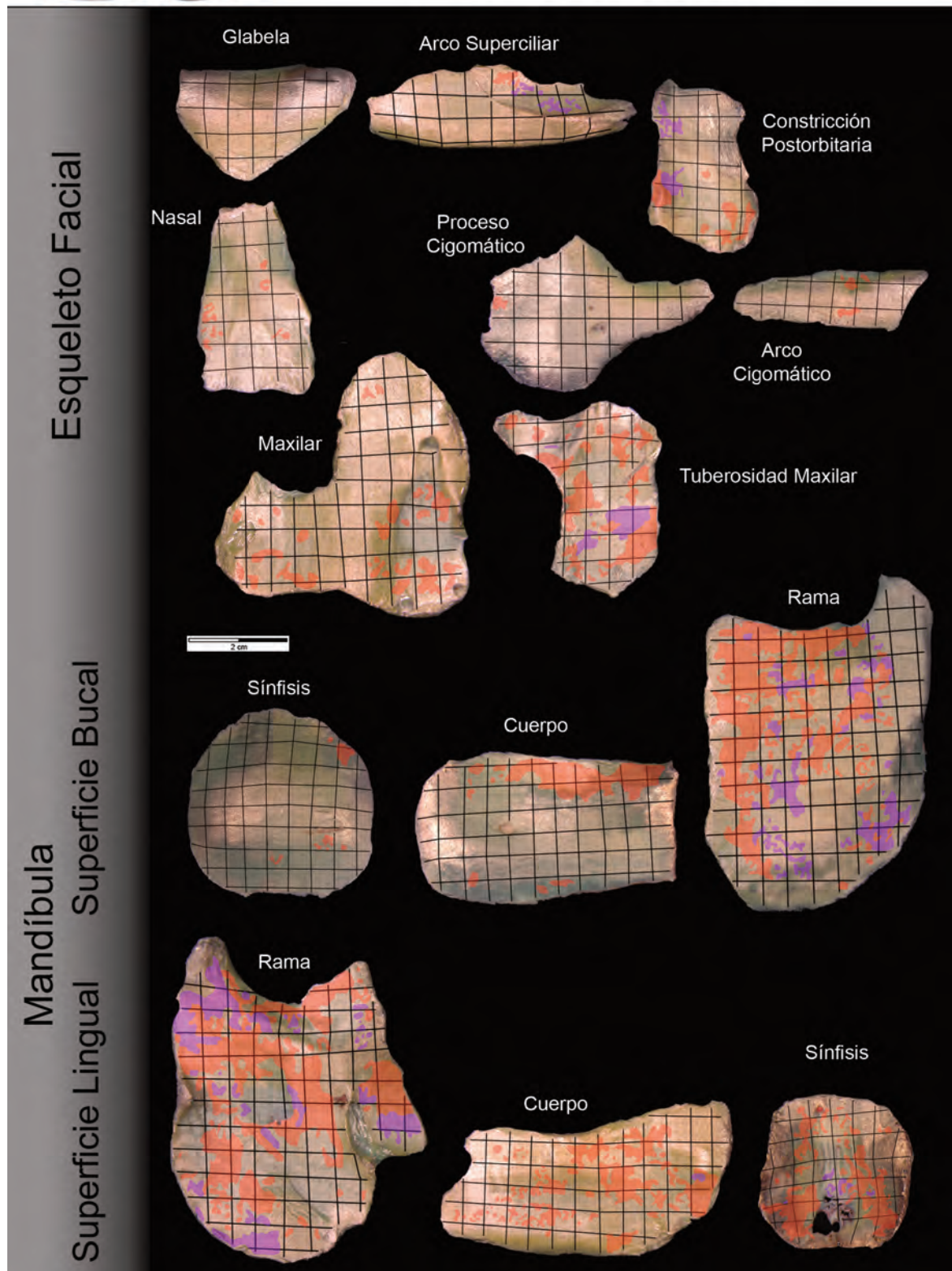
En el componente basal, el individuo 1939-3379 conserva formación de hueso desde el componente alveolar hasta una zona paralela al borde inferior de la sínfisis en la región comprendida entre el incisivo lateral y el canino de ambos lados, mientras que alcanza el borde inferior de la sínfisis en la zona del incisivo central derecho. En el individuo 1939-3367 hay mayor número de áreas de formación en la mitad derecha que en la izquierda. De este modo observamos áreas de pequeño tamaño en la línea sinfisaria a nivel del incisivo central derecho desde la mitad de la sínfisis hasta el borde inferior de la sínfisis. Estas áreas se extienden en dirección al cuerpo mandibular y hacia arriba contactando con el componente alveolar comprendido entre el incisivo lateral y el canino derecho. También en 1939-3367 se observa en la parte izquierda de la sínfisis formación de hueso a nivel del incisivo lateral izquierdo con una extensión vertical desde el contacto con el componente alveolar hasta la mitad de la región sinfisaria. Los individuos 1939-3362, 1939-3386 y 23-3-1-1 presentan la mayor parte de su superficie erosionada con superficies de deposición de pequeño tamaño situadas en distintos puntos de la región sinfisaria. En 1939-3362 se conservan áreas de formación en la zona de contacto con el componente alveolar que se distribuyen desde la línea sinfisaria hasta el nivel del canino, y una pequeña área a nivel del canino derecho próxima al borde inferior de la sínfisis. En el individuo 1939-3386 se observan áreas en la línea sinfisaria, a nivel del canino izquierdo un centímetro por encima del borde inferior de la sínfisis y en el individuo 23-3-1-1 en la línea sinfisaria y a nivel del incisivo lateral derecho próximos al componente alveolar. En el individuo 1939-3379 se conservan áreas de reabsorción ósea en la superficie labial. Estas áreas se localizan en el borde inferior de la sínfisis desde el nivel del incisivo lateral hasta el nivel del canino de ambos lados y una pequeña área a nivel del incisivo central derecho que no contacta con el borde inferior. Por otra parte, se observan pequeñas áreas de reabsorción en la línea sinfisaria y a nivel del incisivo central izquierdo próximas al



Individuo: 1939-3386 Edad: **Adulto** Sexo: **Macho**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Izquierdo**



contacto con el componente alveolar, y áreas de pequeño tamaño que se extienden verticalmente desde el contacto con el componente alveolar hasta el área de reabsorción del borde inferior de la sínfisis.

Región sinfisaria - Superficie Lingual: se ha identificado el patrón de modelado óseo del individuo 1939-3386, sin embargo los individuos 23-3-1-1, 1939-3367, 1939-3379 y 1939-3362 presentan toda la superficie erosionada por lo que no se ha podido elaborar su mapa de modelado óseo. El individuo 1939-3386 conserva en el componente alveolar áreas de formación ósea a nivel de los incisivos centrales. En el componente basal estas áreas de formación se distribuyen verticalmente hasta llegar a la mitad de la sínfisis. En el lado izquierdo de esta región se observan tres pequeñas áreas de formación mientras que en el lado derecho hay un gran área que se extiende diagonalmente hacia la parte inferior desde el nivel de los incisivos centrales hasta el nivel del canino derecho. En el lado derecho por debajo de las tres áreas de deposición hay un gran área que cubre la región comprendida entre la línea sinfisaria y el canino izquierdo. Las áreas de reabsorción ósea se conservan en la fosa geni y se observa una pequeña área a nivel del incisivo lateral izquierdo y derecho al nivel de la fosa geni.

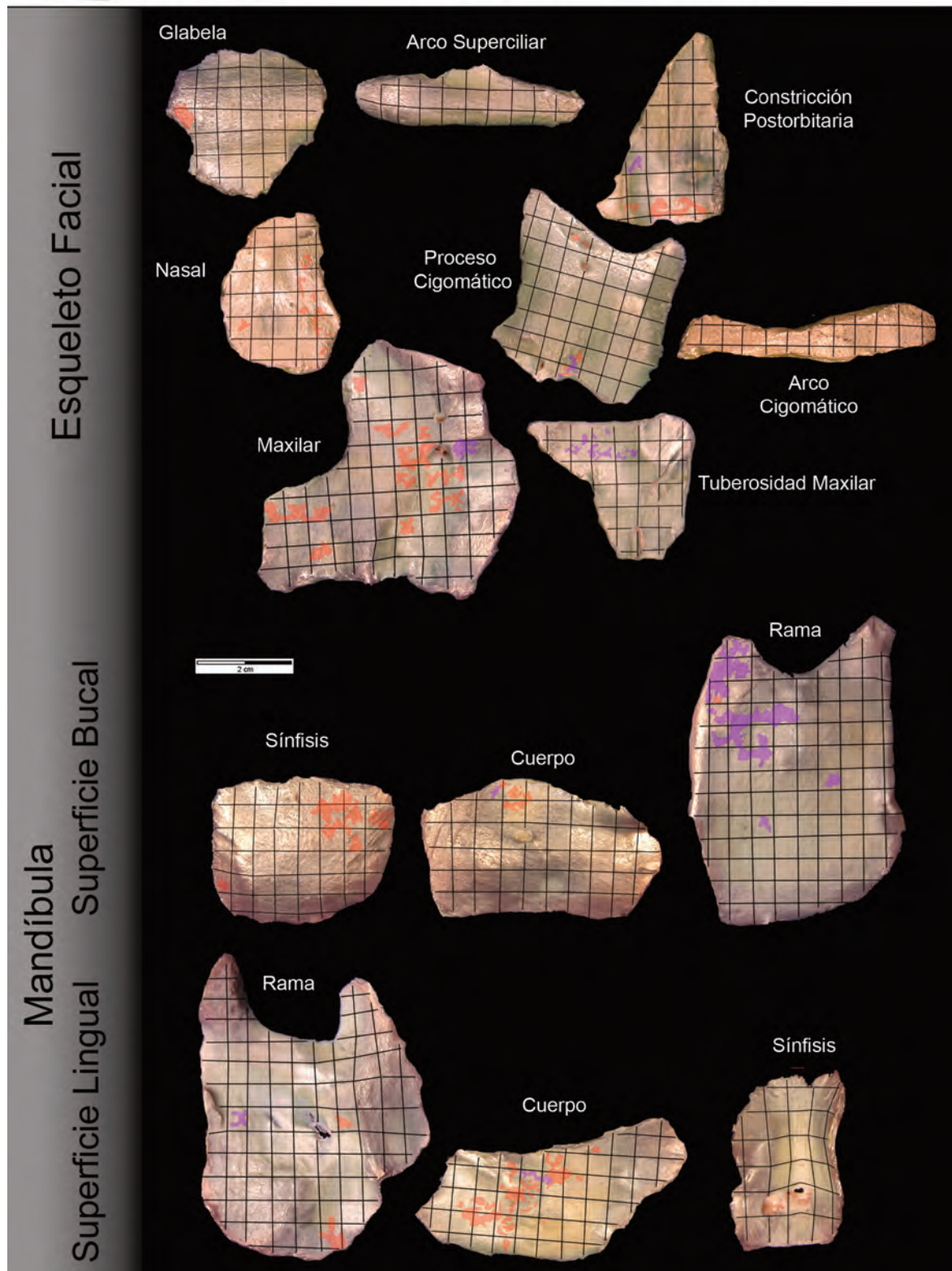
Cuerpo mandibular - Superficie bucal: La superficie bucal del componente alveolar conserva áreas de formación de hueso que se extienden desde el nivel del premolar hasta el segundo premolar del individuo 1939-3379, el primer molar de 1939-3367, o el tercer molar de 1939-3386. En el individuo 1939-3362 se observa un área de pequeño tamaño a nivel del foramen mentoniano. Las áreas de reabsorción se localizan a nivel del canino, a nivel del foramen mentoniano, y en una zona que comprende desde el primer hasta el tercer molar en el individuo 1939-3379. También se observa una pequeña área de reabsorción a nivel del primer premolar. La muestra de chimpancés adultos presenta una mayor erosión en el componente basal que el componente alveolar, excepto en el caso del individuo 1939-3379 que muestra áreas de actividad celular por toda la superficie. En este individuo las áreas de formación de hueso se distribuyen horizontalmente por la región media del cuerpo mandibular y se localizan por delante del foramen mentoniano que se extienden por su parte inferior. Por detrás del foramen mentoniano se observa un área continua de deposición ósea que se extiende desde el nivel del segundo premolar hasta el primer molar. A partir de esta región existen áreas de pequeño tamaño que alcanzan el nivel del tercer molar y se extienden hasta contactar con el borde inferior del cuerpo. En el caso de 1939-3386 se observa un área de formación a nivel del primer molar y dos áreas a nivel del primer molar próximos al borde inferior del cuerpo,



Individuo: **1939-3362** Edad: **Adulto** Sexo: **Macho**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Izquierdo**



mientras que 1939-3367 presenta dos áreas a nivel del primer molar en la horizontal que marca el foramen mentoniano. Las superficies de reabsorción ósea se han identificado en el individuo 1939-3379. Destaca la presencia de un área continua que discurre por una zona paralela al borde inferior del cuerpo desde la región sinfisaria hasta el nivel del tercer molar. Además existen áreas localizadas en la región anterior del foramen mentoniano que se extienden desde el canino hasta el foramen, y la prolongación del área de reabsorción de la región molar del componente alveolar a nivel del primer molar. El individuo 23-3-1-1 no conserva áreas de actividad celular en la superficie bucal del cuerpo.

Cuerpo mandibular - Superficie Lingual: conserva una mayor proporción de áreas de actividad celular que en la superficie bucal. El componente alveolar se caracteriza por la presencia de superficies de deposición que se distribuyen desde el primer premolar hasta el primer molar en el individuo 1939-3386 o hasta el segundo molar en los individuos 1939-3367 y 1939-3379, mientras que 1939-3362 presenta un área en la región del segundo premolar y un área por debajo del primer molar. Las áreas de reabsorción son de pequeño tamaño y se localizan a nivel del primer premolar en el individuo 1939-3367 y a nivel segundo premolar en 1939-3362. El individuo 23-3-1-1 no conserva áreas de actividad celular en el componente alveolar. El componente basal del cuerpo se caracteriza por las superficies de formación de hueso. La fosa sublingual presenta áreas de deposición que se localizan en la región media del cuerpo a nivel del canino hasta el primer premolar en el individuo 1939-3386 o hasta el segundo premolar en 23-3-1-1. A partir de este punto, en los individuos 1939-3386 y 1939-3367 la región situada por encima de la línea milohioidea presenta áreas de formación ósea. En el caso de los individuos 1939-3362 y 1939-3379 las superficies de formación están localizadas en distintos puntos de la fosa sublingual, un área próxima al componente alveolar a nivel del primer molar en 1939-3362, un área que se extiende horizontalmente por debajo del componente alveolar desde el primer molar hasta el primer molar interrumpido a nivel del segundo premolar por un área de reabsorción en 1939-3379, y un área también de extensión horizontal desde el primer premolar hasta el contacto con la línea milohioidea a nivel del segundo premolar en 1939-3379. La fosa submandibular presenta áreas de formación de hueso por toda la superficie del individuo 1939-3367, o bien se distribuyen desde la línea milohioidea por una zona paralela al borde inferior del cuerpo hasta llegar al contacto con la rama en el individuo 1939-3386 o hasta el nivel del segundo premolar en 1939-3379. En el caso de los individuos 23-3-1-1 se observa un área a nivel del segundo molar próxima al componente alveolar, áreas en la parte inferior de la línea milohioidea,

y áreas de formación en la zona de contacto con la rama desde la línea mi-lohioidea hasta el borde inferior de la rama. La superficie lingual del cuerpo presenta una menor proporción de reabsorción que de formación ósea. De este modo, los individuos 1939-3386, 1939-3367 y 1939-3379 presentan una pequeña área de reabsorción en el punto del cuerpo a nivel del canino, en los individuos 23-3-1-1 y 1939-3379 en una zona próxima al borde inferior del cuerpo a nivel del primer premolar, y en 1939-3379 se observa un área en la parte media del cuerpo en la zona de contacto con el cuerpo. El individuo 1939-3379 presenta además áreas de mayor tamaño que los observados en el resto de la superficie distribuidas en la zona de contacto con el componente alveolar. Hay un área a nivel del canino, del primer premolar y un área que se extiende desde el primer molar hasta la zona de contacto con la rama.

Rama mandibular - Superficie Bucal: la apófisis coronoides de los individuos 1939-3367, 1939-3362 y 1939-3379 se caracteriza por la presencia de áreas de reabsorción que se extienden inferiormente hasta el nivel del punto medio del borde anterior de la rama, y posteriormente hasta el nivel de la escotadura sigmoidea. En los individuos 1939-3367 y 1939-3379 las superficies de reabsorción se extienden de forma oblicua desde la apófisis coronoides hasta cubrir la fosa masetérica, mientras que en 1939-3362 sólo se distinguen dos pequeñas áreas de reabsorción en esta región localizadas en su parte anterior a nivel del inicio del contacto del borde anterior de la rama y la línea oblícua, y en la parte posterior de la fosa masetérica a nivel del punto medio del borde posterior de la rama. Desde la apófisis coronoides, las superficies de reabsorción se extienden posteriormente cubriendo la fosa triangular en el individuo 1939-3379 y el cuello del cóndilo en 1939-3367 y 1939-3379. Además el individuo 1939-3379 presenta un gran área de reabsorción a nivel de la parte media del borde posterior de la rama, y en el borde inferior de la rama, desde el nivel de la escotadura sigmoidea hasta la zona de contacto con el cuerpo mandibular. Las áreas de formación de hueso son menos abundantes y de menor tamaño que las áreas de reabsorción, excepto en el individuo 1939-3386, como comentaremos posteriormente. En la apófisis coronoides las áreas de deposición se localizan en el ápice de la apófisis coronoides del individuo 1939-3379, en una zona próxima al borde anterior de la rama a nivel de su punto medio de 1939-3362 y 1939-3379, y dos áreas en su parte posterior en la zona donde contacta con la fosa triangular de 1939-3367. La región posterior de la rama mandibular presenta áreas de formación en la parte posterior de la fosa triangular en el individuo 1939-3379, y un área próxima al borde posterior de la rama entre el cuello y el punto medio del borde en los individuos 1939-3367

y 1939-3379. En el caso de 1939-3379 se observan dos áreas de gran tamaño en su parte posterior media, una próxima al borde posterior de la rama y otra próxima a la fosa masetérica. También en este individuo, la región del gonion y la zona de contacto con el cuerpo mandibular presenta áreas de formación de hueso.

La distribución de las áreas de modelado óseo que acabamos de describir es similar en los individuos 1939-3367, 1939-3362 y 1939-3379, mientras que el individuo 1939-3386 presenta un patrón opuesto. En este caso, la superficie bucal se caracteriza por la presencia de formación de hueso en la superficie de la rama situada por encima de una diagonal imaginaria desde el cuello del cóndilo hasta el borde inferior de la rama en la zona de contacto con el cuerpo. De este modo observamos un gran área de deposición en la apófisis coronoides que se extiende hasta el borde inferior de la rama y cuya anchura comprende el espacio entre el borde anterior de la rama y la parte anterior de la fosa mentoniana. Por otro lado, la formación ósea se extiende posteriormente desde la apófisis coronoides cubriendo la región de la fosa triangular, hasta alcanzar la base del cuello del cóndilo. Además observamos áreas de pequeño tamaño distribuidas en la parte superior de la fosa masetérica, y en una zona paralela al borde posterior de la rama que se extiende desde zona media del cuello del cóndilo hasta la región del gonion. En cuanto a la reabsorción, el individuo 1939-3386 presenta áreas de pequeño tamaño localizadas en la punta de la apófisis coronoides, áreas distribuidas en una zona que comprende desde la parte inferior de la fosa triangular hasta el borde inferior de la rama, áreas en la base del cuello del cóndilo, y un área de gran tamaño en la región del gonion. El individuo 23-3-1-1 no conserva áreas de actividad celular.

Rama mandibular - Superficie Lingual: la distribución de las áreas de modelado óseo es más constante entre los individuos. La zona comprendida entre el borde anterior de la rama y la cresta endocoronoidea presenta un área de formación en la parte media en el individuo 1939-3386, y dos pequeñas áreas en su parte inferior y próximas al cuerpo mandibular en 1939-3367. La región de la apófisis coronoides presenta áreas de formación de hueso que se extienden por el ápice de la apófisis coronoides, la parte superior del toro triangular de los individuos 1939-3367, 1939-3379 y 1939-3386, y la zona que bordea la parte posterior de la escotadura sigmoidea hasta llegar a la base del cuello en 1939-3386 y 23-3-1-1. Por otro lado, se observan áreas de formación de hueso en la zona situada por encima del foramen mandibular y que se distribuyen diagonalmente desde el contacto con el cuerpo mandibular hasta el cuello del cóndilo en los individuos 1939-3386 y 1939-3379. En el caso de los individuos 1939-3362

y 23-3-1-1 hay una pequeña área situada entre el foramen mandibular y la cresta endocoronoidea, y en 23-3-1-1 se observan también áreas de deposición desde el foramen hasta el cuello del cóndilo. La región posterior del foramen mandibular presenta áreas de formación ósea en 23-3-1-1, mientras que en los individuos 1939-3379, 1939-3386 y 1939-3367 se extienden entre el foramen y el borde posterior de la rama. Desde esta región los individuos 1939-3386, 1939-3379 y 1939-3367 conservan áreas de deposición que se extienden hasta llegar a la región del gonion. La zona de contacto de la rama con el cuerpo mandibular presenta pequeñas áreas de formación localizadas en la parte inferior en los individuos 1939-3362 y 1939-3386, en la parte superior en 1939-3386, o bien un gran área en la parte media de esta zona en 1939-3379.

Las superficies de reabsorción se localizan en la parte superior de la cresta endocoronoidea de los individuos 1939-3379 y 1939-3386, y en la parte inferior de la superficie comprendida entre la cresta endocoronoidea y el borde anterior de la rama de 1939-3386. En los individuos 1939-3379 y 1939-3386 se observan pequeñas áreas de reabsorción en la parte posterior del toro triangular, que se extienden por toda la base del cuello del cóndilo en 1939-3386 y en su parte central en 1939-3379 y 1939-3367. En el individuo 1939-3386, el foramen mandibular presenta en su parte anterior, posterior e inferior áreas pequeñas de reabsorción. Por otro lado, los individuos 1939-3367, 1939-3379 y 23-3-1-1 presentan un área de reabsorción próxima al borde posterior de la rama a nivel de la parte superior del gonion, y áreas de reabsorción en el borde inferior de la rama que se extienden desde el borde posterior hasta el nivel del foramen mandibular en 1939-3386, o hasta la zona de contacto con el cuerpo 1939-3379 y 23-3-1-1. Además observamos un área de reabsorción en la parte superior de la zona de contacto de cuerpo con la rama.

3. Patrón de modelado óseo común y variabilidad

Los resultados obtenidos en esta tesis muestran por primera vez el patrón de modelado óseo del esqueleto facial de *P. troglodytes*. Asimismo, el patrón de modelado óseo de la mandíbula se basa en una muestra que incluye un mayor número de individuos que los estudiados en el trabajo de Johnson *et al.* (1976), único trabajo que estudia el crecimiento por modelado óseo de la mandíbula de esta especie. La distribución de los áreas de formación y reabsorción de hueso observada en la cara y la mandíbula indica que el patrón de modelado óseo es específico de *Pan troglodytes* y que se observan pequeños cambios en el desarrollo de esta especie. A

continuación se describe el patrón de modelado óseo común de los chimpancés inmaduros y adultos, inferimos los vectores de crecimiento óseo y discutimos de forma detallada la relación con la morfología de cada región de modo que podamos establecer un modelo hipotético de crecimiento del sistema cráneo facial de *Pan troglodytes* en su desarrollo.

**Esqueleto Facial:
Patrón de Modelado
Óseo Común**

El patrón de modelado óseo común (PMOc) de los individuos inmaduros se caracteriza por los campos de formación ósea que cubren prácticamente toda la superficie (Figura 5.32). La reabsorción de hueso se restringe a dos pequeños campos, uno entre el foramen infraorbitario y la sutura cigomáti-comaxilar y otro campo en el ángulo formado por la apófisis frontal y la apófisis temporal del hueso cigomático.

El PMOc del esqueleto facial de los ejemplares adultos se caracteriza por los campos de formación de hueso que cubren casi por completo la superficie de la cara (Figura 5.33). Destaca la presencia de un pequeño campo en el maxilar entre el foramen infraorbitario y la sutura cigomáti-comaxilar a la altura del borde inferior del arco cigomático. Asimismo, se observa un campo de reabsorción en el componente alveolar entre el incisivo central y lateral y un campo por encima del canino.

**Esqueleto facial:
Inmaduros vs. Adultos**

Una de las características más llamativas del esqueleto facial de los chimpancés es que el PMOc de los individuos inmaduros y adultos es muy similar. Es decir, apenas existe variación del patrón de modelado óseo común en el desarrollo de *Pan troglodytes* caracterizado por los campos de formación de hueso que cubren prácticamente toda su superficie. Las diferencias se refieren a los campos de reabsorción de hueso que en los ejemplares inmaduros se localizan en contacto con el foramen infraorbitario y en el hueso cigomático, mientras que en los individuos adultos se encuentran próximo al borde inferior del foramen infraorbitario y en el componente alveolar.

**Esqueleto facial:
Variabilidad**

El patrón de modelado óseo común específico de *Pan troglodytes* nos muestra la distribución de los campos de crecimiento comunes a todos los individuos. Sin embargo, no todos los individuos presentan la misma distribución sino que existen pautas de variación propias de cada espécimen. En este apartado estudiamos la variabilidad intraespecífica observada en la muestra de chimpancés para conocer las regiones del esqueleto facial y de la mandíbula que presentan más variabilidad y discutimos el significado

biológico de estas diferencias. Respecto al esqueleto facial, la comparación de los patrones individuales con el PMOc del grupo de edad correspondiente muestra una gran similitud entre ambos, exceptuando la tuberosidad maxilar donde hemos observado variabilidad en la distribución de los campos de actividad celular. El PMOc de la tuberosidad maxilar muestra campos de formación de hueso, sin embargo, el PMO individual indica que existen campos de reabsorción con distinta localización: próximos a la

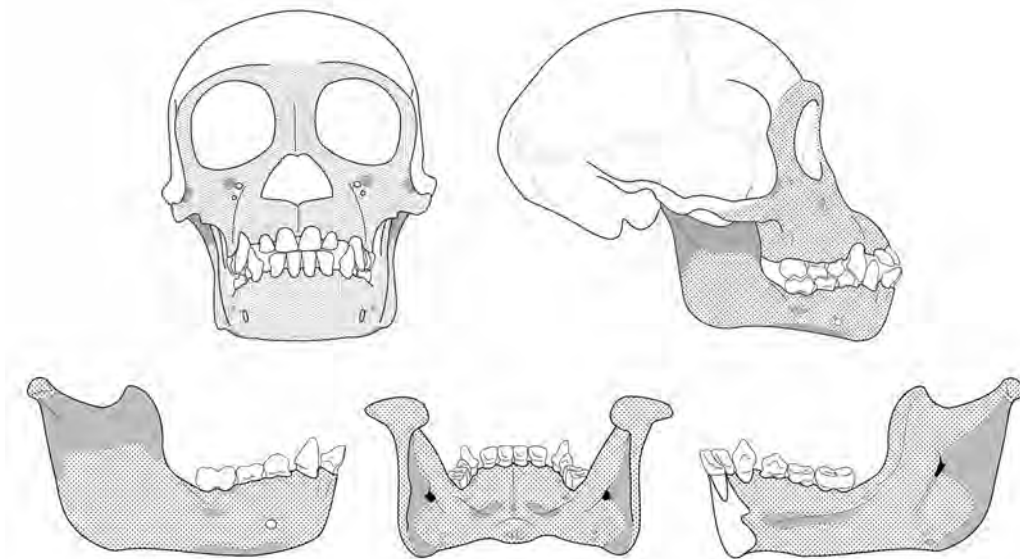


Figura 5.32. Patrón de modelado óseo común de los ejemplares inmaduros de *Pan troglodytes*.

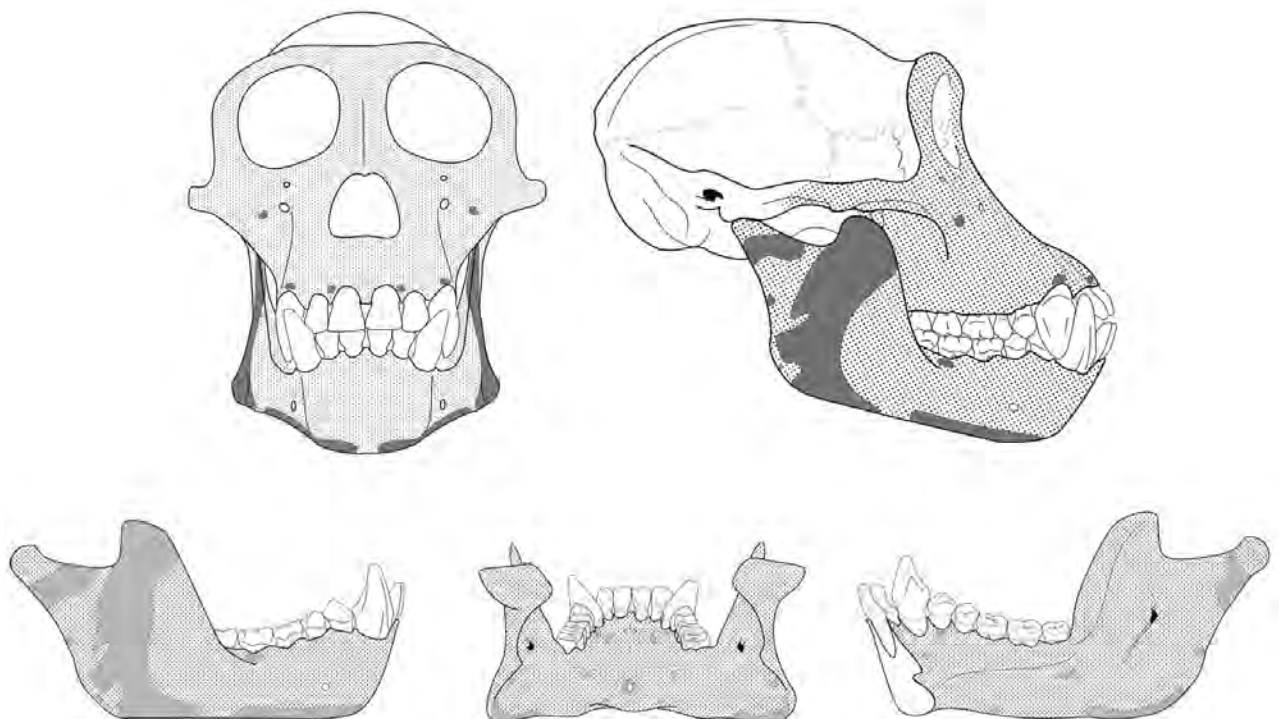


Figura 5.33. Patrón de modelado óseo común de los ejemplares adultos de *Pan troglodytes*.

apófisis cigomática (inmaduros: 1939-1001 y 39-949; adultos: 1939-3367, 1939-3362 y 23-3-1-1) o en el componente alveolar (inmaduros: 1939-998 y 1939-1002; adultos: 1939-3386). En el caso de los chimpancés inmaduros esta actividad podría responder al crecimiento y erupción de los dientes y en los chimpancés adultos podría deberse a los procesos de contacto y fusión con los huesos palatino y esfenoides. Tanto en la constricción postorbitaria como en la tuberosidad maxilar sería necesario un estudio más detallado aumentando la muestra estudiada para comprender si se trata de pautas de variación que pueden ser modelizadas o bien se trata de variaciones locales e individuales que no responden a un patrón.

Mandíbula:
Patrón de Modelado
Óseo Común

El patrón de modelado óseo común de la mandíbula de *Pan troglodytes* se muestra en la Figura 5.32 y Figura 5.33. Se describe a continuación por regiones mandibulares: región sinfisaria, cuerpo y rama mandibular, y en cada caso se explica primero la superficie bucal y después la superficie lingual. El PMOc de los ejemplares inmaduros muestra en la superficie bucal de la sínfisis un gran campo de formación de hueso que cubre completamente el componente alveolar y el componente basal. La superficie lingual de la región sinfisaria presenta formación ósea por toda la superficie, mientras que la reabsorción de hueso se restringe a un campo localizado en la línea sinfisaria por encima de la fosa geni. En el cuerpo mandibular, la superficie bucal se caracteriza por las superficies de formación de hueso que se extienden por toda su superficie. La actividad de reabsorción destaca como un campo alargado en contacto con el borde inferior del cuerpo mandibular que se extiende desde el nivel del foramen mentoniano hasta el nivel del segundo molar y un campo en la protuberancia lateral a nivel del segundo molar. Asimismo, se observa un campo en la parte posterior del foramen mentoniano. La superficie lingual del cuerpo mandibular también se caracteriza por las superficies de formación ósea que se extienden por toda su superficie. En este lado destaca la presencia de un campo alargado en la línea milohioidea que se extiende desde el primer premolar hasta el segundo molar. Además, el componente alveolar presenta un campo de reabsorción por debajo del primer molar, y otro campo por encima de la línea milohioidea a nivel del tercer molar. En la rama mandibular, la superficie bucal muestra la extensión de las superficies de formación ósea desde el cuerpo mandibular por la región inferior de la rama hasta alcanzar el nivel del punto medio del borde anterior de la rama. La actividad de reabsorción ósea cubre la parte superior hasta el nivel del punto medio del borde anterior de la rama y desde el borde anterior hasta el borde posterior de la rama. Además, este campo se prolonga por el borde anterior hasta alcanzar su ex-

tremo inferior y por el borde posterior hasta alcanzar su punto medio. La superficie lingual de la rama muestra la extensión de las superficies de formación de hueso del cuerpo mandibular cubriendo la apófisis coronoides, el toro triangular, la mitad anterior del cóndilo, la llingula del foramen mandibular y la fosa masetérica. La reabsorción ósea se observa como un campo que desciende por el borde posterior de la rama desde la base del cuello del cóndilo hasta alcanzar el gonion y que se amplía cubriendo el canal del foramen mandibular, desde donde se estrecha, y la región entre el foramen y el borde posterior de la rama. En la región del gonion se observan dos campos de reabsorción a nivel del foramen mandibular.

En lo que respecta a los individuos adultos, el PMOc muestra que la superficie bucal de la sínfisis se caracteriza por los campos de formación de hueso en el componente alveolar y basal. En cuanto a la actividad de reabsorción se observan dos campos en el borde inferior de la región sinfisaria que se extienden desde el incisivo central hasta el cuerpo mandibular y que están separados por un pequeño campo de formación en la línea sinfisaria. La superficie lingual se caracteriza por los campos de formación ósea que cubren toda la superficie. Se observa un campo de reabsorción que rodea a la fosa geni. El cuerpo mandibular presenta la superficie bucal completamente cubierta por campos de formación. El componente alveolar presenta un campo de reabsorción a nivel del segundo molar y el componente basal muestra la continuación del campo de reabsorción de la región sinfisaria por el borde inferior del cuerpo hasta alcanzar el contacto con la rama mandibular. Del mismo modo, la superficie lingual está cubierta por campos de deposición de hueso. La actividad de reabsorción se restringe a un campo en el componente alveolar a nivel del primer premolar, un campo en la zona de contacto del componente alveolar con el basal a nivel del canino, un campo en el borde inferior del cuerpo a nivel del primer molar y un campo por debajo de la línea milohioidea (en la parte media del cuerpo) a nivel del tercer molar. En cuanto a la rama mandibular, la superficie bucal muestra la continuación de las superficies de formación del cuerpo mandibular que cubren la región de la mitad del borde anterior de la rama y parte de la fosa masetérica, la mitad posterior de la fosa triangular y el borde posterior de la rama. La actividad de reabsorción se extiende diagonalmente desde la punta de la apófisis coronoides hasta el borde inferior, cubriendo la parte anterior de la fosa triangular, la fosa masetérica y alcanza la región del gonion desde donde se prolonga por el borde inferior hasta el nivel de la zona de contacto con el cuerpo mandibular. Asimismo, la rama presenta un gran campo que rodea el cuello del cóndilo que indica el crecimiento posterior y superior del cóndilo. La superficie lingual se ca-

racteriza por la formación de hueso que se extiende por toda su superficie. La parte posterior de la rama presenta un campo de reabsorción que rodea el cuello del cóndilo y que se prolonga por el borde posterior hasta alcanzar el nivel del punto medio del borde anterior de la rama. Asimismo, se observa un campo alargado que discurre por el ángulo mandibular hasta alcanzar la zona de contacto con el cuerpo mandibular.

Mandíbula:
Inmaduros vs. Adultos

La región sinfisaria muestra como principal diferencia el campo de reabsorción de hueso que se observa en el borde inferior del individuo adulto y que no existe en los inmaduros, caracterizados por presentar la superficie labial cubierta por campos de formación de hueso.

El cuerpo mandibular presenta en la superficie bucal un patrón similar entre inmaduros y adultos, destacando en los individuos inmaduros un pequeño campo de reabsorción en la parte posterior del foramen mentoniano y en la protuberancia lateral. La principal diferencia se localiza en la superficie lingual donde los especímenes inmaduros presentan un campo de reabsorción en torno a línea milohioidea que no se observa en los adultos.

La rama mandibular es la región que muestra más diferencias entre inmaduros y adultos. Los individuos inmaduros muestran un campo de reabsorción en la parte superior de la superficie bucal y un campo en la parte posterior de la superficie lingual, mientras que en los adultos la superficie bucal presenta un campo de reabsorción diagonal desde la apófisis coronoides hasta el gonion y en la superficie lingual la reabsorción se reduce a un campo en el cóndilo y campo en el borde del gonion.

En conjunto, observamos que las diferencias entre inmaduros y adultos son menores en la superficie labial y lingual de la región sinfisaria, en el cuerpo la superficie bucal es similar y la superficie lingual es diferente y en el rama mandibular tanto la superficie bucal como la lingual muestran diferencias entre los dos grupos de edad.

Mandíbula:
Variabilidad

Región sinfisaria: la superficie labial caracterizado por la gran extensión de los campos de formación de hueso muestra un campo de reabsorción en la zona de contacto del componente alveolar y basal a nivel del incisivo central izquierdo del individuo 48-439 (inmaduro, femenino; Lámina V.19) y un pequeño campo en el borde inferior a nivel de la línea sinfisaria en el caso del espécimen 1939-998 (inmaduro, indet.; Lámina V.23) y a nivel del incisivo central izquierdo en 39-949 (inmaduro, femenino;

Lámina V.20). Por el contrario, no hemos encontrado variación del PMOc de la superficie lingual sinfisaria.

Cuerpo mandibular: la variabilidad el PMOc de la superficie labial del cuerpo consiste en la presencia de un campo de reabsorción en el componente alveolar a nivel de los premolares en el espécimen 48-439. En los individuos adultos se han observado pequeños campos de formación ósea en el borde inferior del cuerpo –caracterizado por los campos de reabsorción en el PMOc– del espécimen 1939-3386 (adulto, masculino; Lámina V.28) y por el gran campo de reabsorción que se extiende por la región molar del componente alveolar en el espécimen 1939-3379 (adulto, femenino; Lámina V.27). En cuanto a la superficie lingual, observamos variabilidad respecto del PMOc principalmente en los individuos adultos. En estos casos se distingue un pequeño campo de reabsorción en el componente alveolar a nivel del primer molar del espécimen 1939-3362 (adulto, masculino; Lámina V.29) y próximos al borde inferior del cuerpo a nivel del segundo premolar en el individuo 23-3-1-1 (adulto, femenino; Lámina V.25). Asimismo, hay que destacar la variación, con respecto al resto de los individuos, observada en el individuo 1939-3379 que presenta un gran campo de reabsorción en la región molar del componente alveolar, así como pequeños campos a nivel del primer premolar.

Rama mandibular: en los individuos inmaduros la variación observada en la superficie labial consiste en el espécimen 48-439 en la extensión del campo de reabsorción en su parte posterior alcanzando la región del gonion, mientras que en los individuos 1939-3374 (inmaduro, indet.; Lámina V.22) y 1939-1001 (inmaduro, indet.; Lámina V.21) se observa un pequeño campo próximo al borde del gonion. Asimismo, el espécimen 1939-1001 presenta una variación del PMOc consistente en la presencia de campos de formación de hueso en la región de la fosa triangular y en la fosa maseterica. En el caso de los individuos adultos, observamos por un lado que el individuo 1939-3379 muestra una gran extensión de los campos de reabsorción que cubren casi por completo la superficie labial de la rama. Por el contrario, el individuo 1939-3386 muestra un patrón opuesto al PMOc, es decir, se observan campos de formación de hueso por la mitad superior de la rama –que se extiende por la región de la coronoides, la fosa triangular, el borde anterior de la rama y el cuello del cóndilo–, mientras que la reabsorción se reduce a pequeños campos que se extiende desde el cóndilo hasta la región de contacto con la rama y en la región del gonion. Respecto a la variabilidad del PMOc de la superficie lingual de la rama, existe mayor variabilidad en los individuos adultos que en los inmaduros. En los individuos inmaduros el espécimen 1939-998 (inmaduro, indet.; Lá-

mina V.23) muestra un campo de reabsorción en la zona de contacto con el cuerpo mandibular próximo al borde inferior. En el caso de los individuos adultos se observan campos de reabsorción próximos a la cresta endocranoidea en los especímenes 1939-3386 y 1939-3379, en la superficie del canal mandibular en 1939-3367 (adulto, femenino.; Lámina V.26), alrededor de dicho foramen en el espécimen 1939-3386 y en la zona de contacto con el cuerpo mandibular en el individuo 1939-3379.

3. Interpretación de los patrones de modelado óseo:

Los resultados obtenidos en esta tesis muestran por primera vez el patrón de modelado óseo del esqueleto facial de *Pan troglodytes*. Asimismo, la muestra del patrón de modelado óseo de la mandíbula incluye un mayor número de individuos que los estudiados en el trabajo de Johnson *et al.* (1976), único trabajo que estudia el crecimiento por modelado óseo de la mandíbula de esta especie. La distribución de los campos de formación y reabsorción de hueso observada en la cara y la mandíbula indica que el patrón de modelado óseo es específico de *P. troglodytes* y que se observan cambios en el desarrollo de esta especie. A continuación se discuten los vectores de crecimiento óseo obtenidos a partir de los patrón común de modo que podamos establecer un modelo hipotético de crecimiento del cráneo de chimpancé y su relación con la morfología.

Esqueleto Facial

El esqueleto facial de *Pan troglodytes* se caracteriza por los campos de formación de hueso que cubren toda su superficie. Teniendo en cuenta que las superficies que presentan depósito óseo reflejan la dirección del crecimiento (Enlow, 1963; 1966a; 1982; Enlow & Harris, 1964; Enlow & Bang, 1965) podemos determinar el predominio del vector de crecimiento anterior e inferior de la cara contribuyendo al prognatismo facial de los chimpancés (Figura 5.34). Tanto el patrón como los vectores inferidos coinciden los resultados sobre el crecimiento facial obtenidos para *Macaca mulatta*, *Macaca fascicularis*, *Cercocebus atys* (Enlow, 1966a; 1982; O'Higgins *et al.*, 1991; Wealthall, 2002) y *Gorilla gorilla*, que comparten con el chimpancé un patrón del esqueleto facial caracterizado por la actividad de deposición ósea. Asimismo, la interpretación que hemos realizado sobre el crecimiento de la cara de los chimpancés coincide con los resultados obtenidos por Krogman (1931a), quien a través de la superposición de los perfiles de los cráneos de una serie ontogénica de chimpancés orientados según el plano de Frankfort observa el crecimiento anteroinferior de esta especie. Del mismo modo, Delattre y

Fernat (1960) observaron estos vectores de crecimiento del esqueleto facial de *P. troglodytes* en un estudio ontogenético mediante superposición de los perfiles de los cráneos orientados según el eje horizontal vestibular. Hay que destacar que el patrón de modelado óseo común es relativamente constante –sin considerar la rama mandibular– en la muestra estudiada y la única diferencia observada entre los chimpancés inmaduros y adultos es la presencia de un campo de reabsorción en el ángulo cigomático-orbital presente en los jóvenes y ausente en los adultos y los pequeños campos de reabsorción que aparecen en la premaxila de los adultos. A continuación, discutimos en detalle el patrón de modelado óseo y los procesos de crecimiento de las siguientes regiones faciales: región superior (*upper face*) que comprende la parte del hueso frontal conocido como región supraorbital, región de la cara media (*middle face* o *midface*) que incluye las cavidades orbitales, los huesos nasales y la cavidad nasal y la región inferior de la cara (*lower face*) que corresponde al componente alveolar de la maxila, la apófisis palatina del hueso maxilar y la premaxila (región subnasoalveolar).

La región superior de la cara (*upper face*) de *Pan troglodytes* se caracteriza por el marcado toro supraorbitario que presenta campos de formación de hueso en los individuos inmaduros y adultos, indicando su crecimiento anterior. El toro supraorbitario de los chimpancés no está tan desarrollado como en los gorilas (Siebert & Swindler, 2002), pero en el crecimiento de los chimpancés se observa un aumento del tamaño de

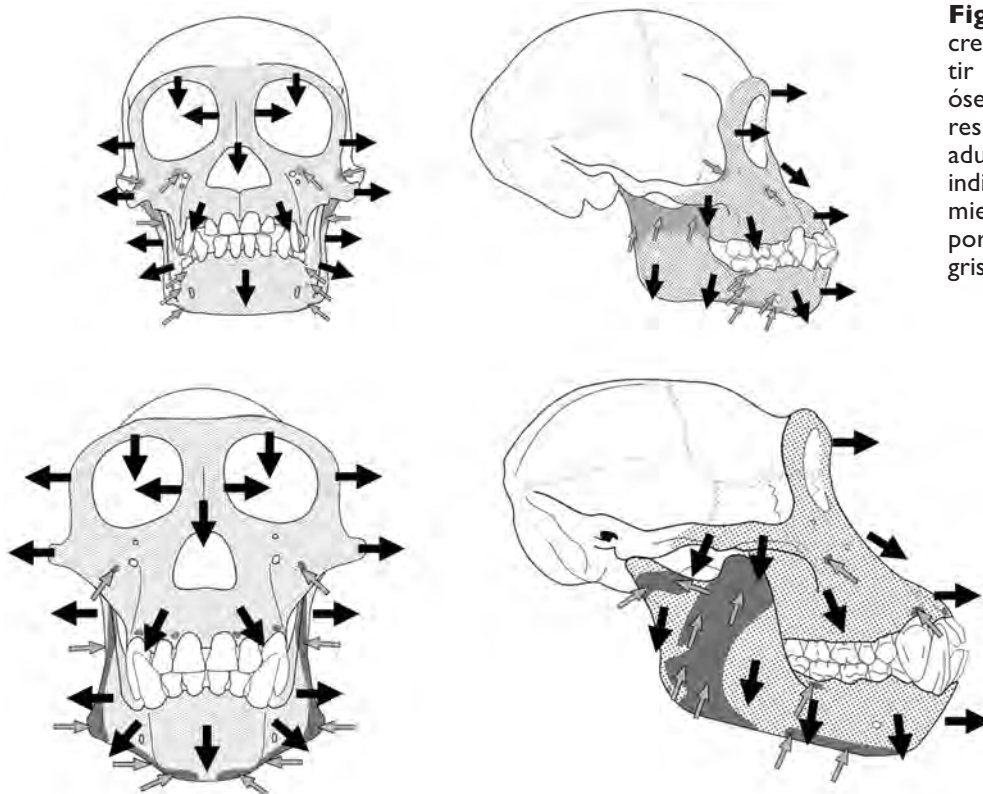
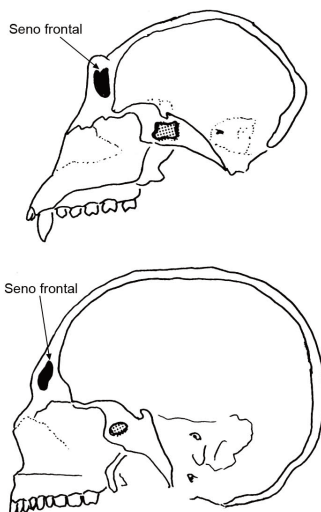


Figura 5.34. Vectores de crecimiento inferidos a partir del patrón de modelado óseo común de los ejemplares inmaduros (arriba) y adultos (abajo). Las flechas indican la dirección de crecimiento del hueso (negras por formación de hueso y grises por reabsorción).

esta región de modo que en los individuos inmaduros aparece ligeramente pronunciado y en los adultos es más robusta. La pregunta inmediata es, ¿cómo se desarrolla este marcado toro supraorbitario en la ontogenia del chimpancé? Atendiendo al mecanismo de modelado óseo y puesto que todos los individuos presentan formación de hueso en esta región la explicación más plausible radicaría en las diferentes tasas de formación ósea en las dos tablas del hueso frontal. La anatomía del cráneo de *Pan troglodytes*, al igual que la de *Homo sapiens* y *Gorilla gorilla*, muestra una tabla interna que está en contacto con el cerebro a través de las meninges y una tabla externa que está separada de la interna por una capa de hueso esponjoso llamado diploe. A nivel del toro supraorbitario las dos tablas del hueso frontal se separan formando el seno frontal y muestran un crecimiento independiente en sentido anterior (Duterloo & Enlow, 1970; Enlow, 1982; Enlow & Hans, 1996; Lieberman, 2000). El aumento de tamaño del toro supraorbitario ocurre del mismo modo en todos los primates (Lieberman, 2000) y por lo tanto podemos suponer en los chimpancés un crecimiento diferencial de las dos tablas del hueso frontal donde la tabla externa presenta una tasa de formación de hueso mayor que la de la tabla interna, produciéndose un aumento del seno frontal (Figura 5.35) ¿Qué provoca el aumento de la tasa de formación de hueso en el periostio de la tabla externa? La respuesta a esta pregunta puede basarse en la relación de la tabla interna y externa con determinadas regiones del cráneo. Por un lado, la tabla frontal interna forma parte del borde anterior de la fosa craneal anterior y como parte del neurocráneo crece hacia delante debido a la fuerza ejercida por el crecimiento del cerebro (Moss, 1960; Moss & Young, 1960; Duterloo & Enlow, 1970; Enlow, 1982; Friede, 1981). Sin embargo, la tabla externa del hueso frontal forma parte de la región superior de la cara tanto funcionalmente como en el desarrollo (Moss & Young 1960; Lieberman, 2000). Por tanto, podríamos plantear que el marcado toro supraorbitario característico de los chimpancés adultos depende del incremento de la tasa de formación de hueso del periostio de la tabla externa que está relacionada con aspectos del esqueleto facial. Entre estos aspectos se plantean dos hipótesis que explican el desarrollo de esta estructura anatómica: respuesta a la masticación o consecuencia del desarrollo del esqueleto facial. La influencia de estos factores en el desarrollo del toro supraorbitario ha sido estudiado previamente en primates. El modelo biomecánico propone que el toro supraorbitario crece como una adaptación morfológica y/o una respuesta para resistir la tensión masticatoria (Endo, 1966; Ravosa, 1988; Lieberman, 2000). Sin embargo, los estudios experimentales realizados por Hylander y colaboradores (Hylander *et al.*, 1991a; b; Hylander & Johnson, 1992; Ross & Hylander, 1996) demuestran que la tensión gene-

Figura 5.35. Esquema de la sección sagital del cráneo de *Pan troglodytes* (arriba) y *Homo sapiens* (abajo). Tomado de Ankel-Simons (2000).



rada por las fuerzas de masticación a través de la región supraorbitaria son bajos (< 250 me of shear) en *Papio* (babuinos), *Macaca* y *Alouatta*. Asimismo, los modelos de crecimiento de hueso (Frost, 1986; 1989; Martín *et al.* 1998) indican que estas bajas tensiones son insuficientes para inducir formación de hueso. Por el contrario, el modelo espacial propone que la presencia o ausencia del toro supraorbitario se explica por la relación espacial entre la órbita y el cráneo, de modo que el aumento de la separación de los componentes orbitales y neurales resultan en un incremento del tamaño del toro supraorbitario (Moss & Young 1960; Ravosa, 1988) (Figura 5.36). En los individuos inmaduros el cráneo se superpone a la órbita y no se observa el toro supraorbitario, mientras que en los adultos existe una separación notable de los dos componentes funcionales. Al igual que ocurre en el gorila, podemos suponer que en los chimpancés la separación entre el cráneo y la órbita da lugar a un toro supraorbitario (Moss & Young 1960; Ravosa, 1988). En la ontogenia, el incremento de tamaño del esqueleto facial relacionada con el neurocráneo juega un papel fundamental en la formación del toro supraorbitario (Moss & Young, 1960). Teniendo en cuenta que la expansión supero-inferior y antero-posterior de la parte superior del esqueleto facial conduce a una separación horizontal entre la tabla externa y la interna del hueso frontal así como a una separación vertical del nasion y el plano de la base del cráneo (Enlow, 1982), May y Sheffer (1999) sugieren que las diferencias en la posición de la parte superior de la cara entre *Pan* y *Gorilla* se deben en gran parte a las diferencias del tamaño del esqueleto facial. Junto con estos dos modelos varios investigadores han señalado que la relación del crecimiento anteroposterior de la parte superior de la cara con la fosa craneal anterior y la base anterior del cráneo tienen un importante componente alométrico (Shea, 1985; Shea & Russell, 1986; Ravosa, 1988; Vinyard & Smith, 1997). En este sentido una posibilidad es considerar que las variaciones en el tamaño del toro supraorbitario podría ser una función del tamaño craneal, de modo que los primates con el cráneo de tamaño grande tienen proporcionalmente una mayor proyección facial y por lo tanto un toro supraorbitario más largo. Otra posibilidad es que el tamaño del toro supraorbitario depende del tamaño de la cara, en cuyo caso los primates con caras largas en relación al tamaño craneal tienen proporcionalmente mayor proyección facial y por tanto un toro supraorbitario más largo que el de los primates de cara pequeña (Lieberman, 2000). No obstante, hay que señalar que la morfología del toro supraorbitario no se explica exclusivamente por uno de estos modelos, sino que en el desarrollo del toro supraorbitario subyacen mas de un factor (Ravosa, 1988; Lieberman, 2000).

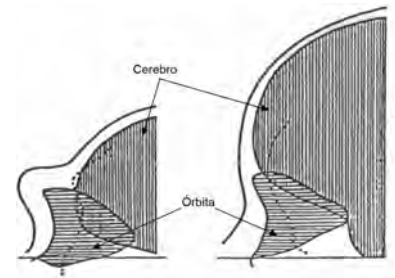


Figura 5.36. Esquema donde se ilustra la interacción entre la órbita y el cerebro (Modelo espacial). *Pan troglodytes* (izquierda) y *Homo sapiens* (derecha). Tomado de Ravosa (1988).

La región nasal de los chimpancés inmaduros y adultos presenta campos de formación de hueso en el periostio externo de los huesos nasales y del proceso frontal de la maxila, indicando su crecimiento anterior y lateral. Asimismo, se observa formación ósea en el área de las suturas frontonasal y frontomaxilar que señalan un crecimiento inferior de la región nasal. Este mapa de modelado óseo coincide con el de *Gorilla gorilla*, *Macaca mulatta* (Enlow, 1966a; 1982), *Australopithecus* y *Paranthropus* (Bromage, 1989), *Cercocebus atys* y *Macaca fascicularis* (O'Higgins et al., 1991). Los estudios histológicos de Enlow (1966a) muestran que este crecimiento ocurre mediante formación de hueso en el periostio externo y reabsorción ósea en la cara interna de los huesos de la región nasal. Este crecimiento junto con el incremento de la longitud vertical de la cámara nasal ocurre al tiempo que el piso de la cavidad nasal crece hacia abajo (ver en el siguiente apartado el crecimiento vertical de la región media de la cara) (Enlow, 1966a; 1982).

La región de la cara media —*middle face* o *midface*— se caracteriza por la presencia de campos de formación de hueso que indican su crecimiento anterior e inferior. Los pequeños campos de reabsorción se localizan entre el foramen infraorbitario y la sutura cigomáticomaxilar y también se observan campos de reabsorción con diferente distribución según el grupo edad: los chimpancés inmaduros muestran un campo en el ángulo del hueso cigomático, mientras que los chimpancés adultos muestran pequeños campos en el componente alveolar de la premaxila. La región anterior de la maxila de *Pan troglodytes* se caracteriza por los campos de formación ósea tanto en los individuos inmaduros como en los adultos, indicando la dirección anterior e inferior del crecimiento maxilar conforme aumenta su tamaño en la ontogenia. El estudio de la serie ontogenética de chimpancés realizado por Krogman (1931a) muestra el predominio del crecimiento anteroinferior de la maxila, destacando el crecimiento anterior del esqueleto facial en los individuos inmaduros. Este patrón de modelado óseo de la parte anterior de la maxila y la premaxila se repite en las especies *Macaca mulatta* (Enlow, 1966a; 1982), *Macaca fascicularis* y *Cercocebus atys* (O'Higgins et al., 1991), todas caracterizadas por el prognatismo facial. Los campos de formación ósea y los datos procedentes del estudio de Krogman (1931a) indican que los individuos inmaduros presentan un crecimiento anterior relacionado con la proyección del morro/hocico de los chimpancés. Al mismo tiempo los campos de formación ósea indican un crecimiento inferior del complejo nasomaxilar que estaría ligeramente más pronunciado en los individuos inmaduros de *Pan troglodytes* como indicaría el campo de reabsorción del ángulo superior del hueso cigomático relacionado con el crecimiento inferior de la apófisis temporal en el desarrollo. Por otro lado, el campo

de reabsorción próximo al foramen infraorbitario presente en los chimpancés inmaduros y adultos parece estar relacionado con dicho foramen. Junto con la proyección de la parte anterior de la maxila ocurre el aumento longitudinal mediante formación de hueso en el periostio posterior de la tuberosidad maxilar. En el caso de los chimpancés, como en otros primates, este alargamiento también se produce por la formación de hueso en la sutura entre la maxila y la premaxila (Enlow, 1966a; 1982). Sin embargo, los patrones de modelado óseo obtenidos de la muestra de *Pan troglodytes* se caracterizan por campos de formación y de reabsorción de hueso con una gran variabilidad en cuanto a su localización. Los campos de actividad celular que se conservan en la tuberosidad maxilar indican en general que se trata de una región muy variable con predominio de la formación de hueso, mientras que la reabsorción de hueso se localiza en la parte del componente alveolar en los individuos inmaduros próximos a la apófisis cigomática del maxilar en los adultos. Hay que recordar que el patrón de modelado óseo de los chimpancés adultos corresponde a la superficie bucal de la región próxima a la superficie posterior de la tuberosidad maxilar puesto que dicha superficie se encuentra fusionada con el hueso palatino y la lámina lateral de la apófisis pterigoides. En el caso de los chimpancés inmaduros la formación de hueso predominante indica un crecimiento posterior de la maxila (Enlow, 1966a; 1982; Bromage, 1992), mientras que la presencia de reabsorción ósea en el componente alveolar puede estar relacionada con el crecimiento de la dentición y/o con la unión entre la tuberosidad maxilar, el hueso palatino y la lámina lateral de la apófisis pterigoides. En los individuos adultos la formación de hueso predomina en toda la superficie de esta región indicando el crecimiento posterior aunque también podríamos relacionarlos junto con los campos de reabsorción en el proceso de fusión de la tuberosidad maxilar, el hueso palatino y la lámina lateral de la apófisis pterigoides.

El hueso cigomático de los chimpancés inmaduros y adultos presenta campos de deposición de hueso por toda la superficie anterior, indicando el crecimiento anterior y lateral en el desarrollo de esta especie. Al igual que en las muestras de *H. sapiens* y *G. gorilla* en la muestra de *P. troglodytes* se tomaron réplicas del periostio externo. Por esta razón, la interpretación del crecimiento de esta región facial toma como base los resultados histológicos obtenidos por Enlow en *H. sapiens* y *M. mulatta*, donde se observan los principios básicos del mecanismo de modelado óseo (Enlow, 1966a; 1982; Enlow & Bang, 1965). De este modo, podemos señalar el crecimiento anterior de las superficies dirigidas frontalmente –cuerpo del hueso cigomático– y el crecimiento lateral de las áreas dirigidas en sentido lateral –apófisis frontal y temporal del hueso cigo-

mático. Como en *M. mulatta* este crecimiento estaría relacionado con el perfil redondeado de la región malar (Enlow, 1966a; 1982). Un aspecto interesante en la región facial de los chimpancés inmaduros es la presencia de un campo de reabsorción en el ángulo superior del hueso cigomático. Este campo, presente únicamente en *Pan troglodytes*, se relacionaría con el crecimiento inferior de este ángulo a medida que el esqueleto facial crece en el mismo sentido.

Los datos de la región inferior de la cara obtenidos en esta tesis proceden de la superficie perióstica bucal desde la tuberosidad maxilar hasta la sutura intermaxilar. Este patrón –similar al observado en *H. sapiens* y *M. mulatta* (Enlow, 1966a; 1982)– señala las tres direcciones de crecimiento de esta región mientras aumenta el tamaño del hueso maxilar en el desarrollo de los chimpancés: el crecimiento hacia atrás mediante formación ósea en el periostio de la tuberosidad maxilar como acabamos de explicar, el crecimiento lateral y el crecimiento inferior.

En cuanto al crecimiento lateral, tanto el patrón de modelado óseo como las direcciones inferidas a partir del mismo coincide con los datos de *Gorilla gorilla* y con los datos obtenidos en trabajos previos para *Macaca mulatta* y *Homo sapiens* (Enlow & Bang, 1965; Enlow, 1966a; 1982; Kurihara et al., 1980; Wealhall, 2002), *Cercocebus atys* y *Macaca fascicularis* (O'Higgins et al., 1991). La interpretación conjunta nos indica un incremento del tamaño de esta región del maxilar en la ontogenia de los chimpancés (McCollum & Ward, 1997). Basándonos en el estudio sobre el crecimiento lateral de la maxila, llevado a cabo por Enlow (1982) en *Homo sapiens* y *Macaca mulatta*, interpretamos en el chimpancé que el crecimiento lateral de la parte inferior de la maxila ocurre mediante la formación de hueso en el periostio bucal de la maxila, reabsorción en su periostio lingual y formación ósea en la sutura palatina media del maxilar. Los estudios ontogenéticos de chimpancés de Krogman (1931a) muestra una alternancia en el crecimiento en longitud y el crecimiento en altura de modo que la elongación ocurre antes de la erupción dentaria y el incremento vertical sucede durante o después de la erupción (Figura 5.37). Los campos de formación de hueso indican también el crecimiento inferior del esqueleto facial, i.e., el crecimiento de la altura de la cara. Trabajos previos han estudiado el crecimiento en altura de la parte anterior y posterior del esqueleto facial tomando como referencia el plano PM (Bromage, 1992). Los resultados muestran que los hominoideos actuales presentan un mayor crecimiento de la parte posterior de la maxila (hiperplasia) que de la parte anterior (hipoplasia). Dicho crecimiento da lugar a una rotación vertical anterior de la maxila hacia arriba durante la on-

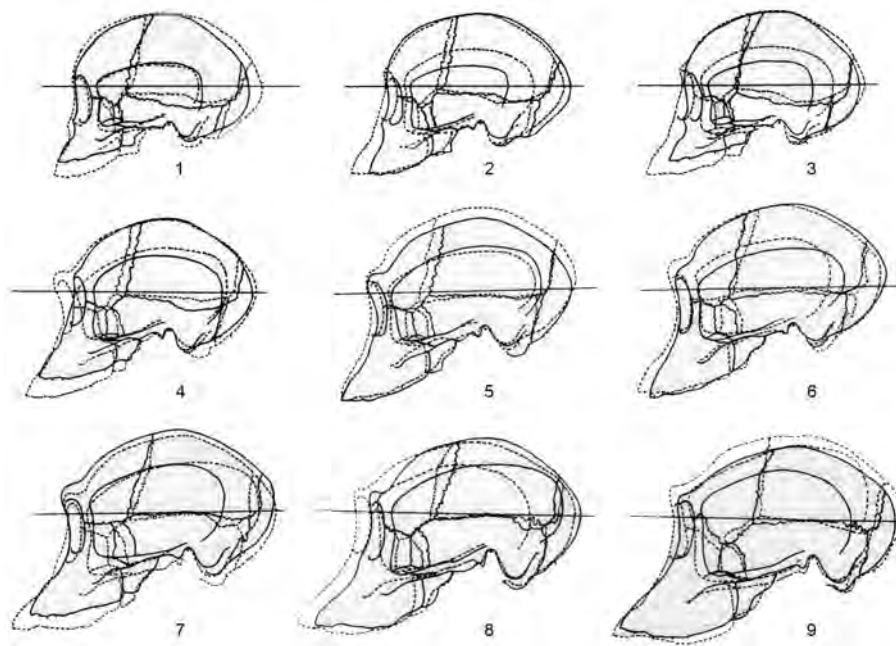


Figura 5.37. En esta figura se ilustra la superposición de cráneos orientados según el plano de Frankfort. En cada paso el cráneo joven se indica con trazo continuo y el mayor con trazo discontinuo. Se observa la alternancia en el crecimiento vertical y horizontal del esqueleto facial de *Pan troglodytes*. Modificado de Krogman (1931a).

togenia, provocando una reorientación del piso de la cavidad nasal para mantener una relación estable con la cápsula funcional nasal (Björk & Skieller, 1972; 1976; Enlow & Azuma, 1975; Enlow, 1982; Bromage, 1992; McCollum & Ward, 1997). El estudio histológico llevado a cabo por Enlow (1982) muestra los procesos de modelado óseo que ocurren en esta región y que se pueden aplicar en el caso de los chimpancés. De este modo, se observaría reabsorción de hueso en la parte superior o nasal del paladar y del premaxilar y formación de hueso en el periostio bucal, correspondiente a la superficie de la apófisis palatina del maxilar.

La región anteroinferior del esqueleto facial de *Pan troglodytes* está formado por un par de huesos que constituyen la premaxila, *os incisivum* o región subnasoalveolar (Ankel-Simons, 2000). Los chimpancés inmaduros y adultos presentan campos de formación de hueso por toda la superficie, señalando la dirección anterior de la premaxila que contribuye al prognatismo facial de este primate. El estudio detallado de la región subnasoalveolar en series ontogenéticas de chimpancés y otros homínidos realizado McCollum y Ward (1997) indica la relación de la premaxila con las dinámicas de crecimiento del complejo nasomaxilar. Los resultados de dicho estudio muestran que las suturas premaxilares y maxilares se fusionan en las últimas etapas de la ontogenia craneofacial, que no existe una variación de la morfología de la región subnasal y que hay un incremento de las dimensiones de esta región con la edad (McCollum & Ward, 1997). Sin embargo, los chimpancés son los únicos en los que se observa un aumento del grosor del paladar duro durante la ontogenia que está asociado con la formación del *recessus palatinus*, una extensión

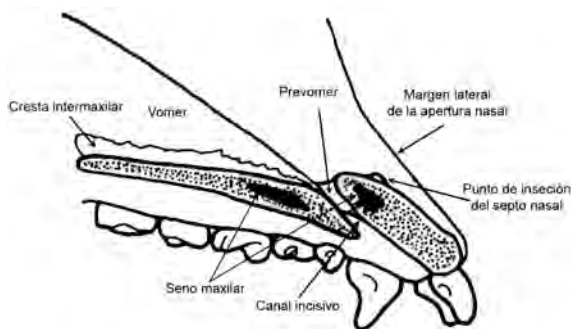


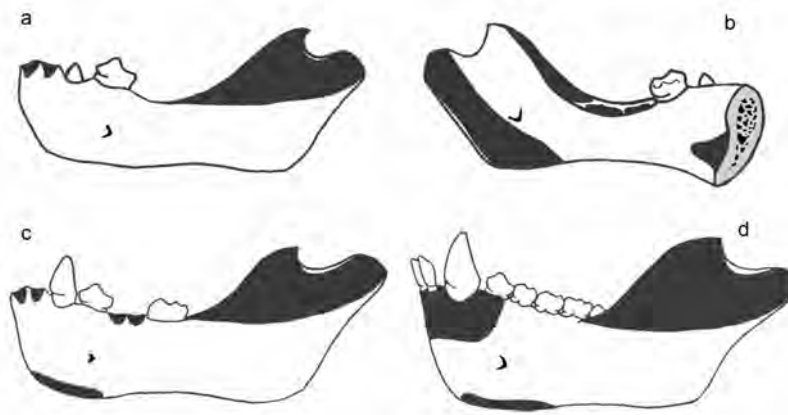
Figura 5.38. Esquema del corte sagital de la premaxila. Modificado de McCollum & Ward (1997).

medial del seno maxilar dentro de la estructura del paladar duro (Figura 5.38) (McCollum & Ward, 1997). Junto con los cambios dimensionales, otra variación notable de la forma nasal observada entre inmaduros y adultos es la posición relativa del aspecto más anterior de la inserción del septo cartilaginoso dentro de la cavidad nasal. En *Pan*, al igual que se ha observado en *Hylobates* y *Pongo*, la inserción del septo anterior ocurre inicialmente fuera de la cápsula nasal, pero en la ontogenia esta característica se retrae hasta situarse gradualmente en una posición posterior típica de los adultos, que en *Pan* alcanza el plano de los márgenes laterales de la apertura nasal (McCollum & Ward, 1997). Hay que destacar que los chimpancés adultos presentan pequeñas áreas de reabsorción en el componente alveolar por encima de los incisivos centrales y de los caninos. El pequeño tamaño de estos campos nos hace plantear su relación con el movimiento de la dentición anterior posiblemente por causas biomecánicas de la masticación.

Mandíbula

El patrón de modelado óseo común de obtenido para la mandíbula de los individuos inmaduros y adultos es característico de la especie *Pan troglodytes*, puesto que la distribución de los campos de formación/reabsorción ósea no ha sido observada en otras especies de primates (Figura 5.32 y Figura 5.33). Además, el PMOc de los chimpancés inmaduros coincide con el patrón de modelado óseo de la mandíbula obtenido por Johnson *et al.* (1976), único trabajo sobre el mecanismo de modelado óseo en esta especie que estudia tres grupos de edad: (1) 0-3 años, (2) 3-5 años y (3) adulto (Figura 5.39), mientras que en esta tesis el grupo de inmaduros es mayor de 5 años (los molares definitivos erupcionados). En el caso del PMOc adulto los resultados existen diferencias con el patrón

Figura 5.39. Patrón de modelado óseo obtenido por Johnson *et al.* (1978). a: superficie externa de los individuos de 0-3 años; b: superficie interna de los individuos de 0-3 años; c: superficie externa de los individuos de 3-5 años; d: superficie externa del individuo adulto.



propuesto por Johnson *et al.* (1976) en la región sinfisaria y en la rama mandibular. Por otro lado, los resultados indican que el patrón varía durante el desarrollo –variabilidad que es mayor que en el esqueleto facial– y que las diferencias entre inmaduros y adultos aumentan desde la región sinfisaria hasta la rama mandibular. Sin embargo, los datos de Johnson *et al.* (1976) indican lo contrario, es decir, mayor variabilidad en la región sinfisaria y menor variabilidad en la rama mandibular. Los vectores de crecimiento inferidos a partir de estos PMOc (Figura 5.40) indican una apertura de la arcada mandibular al tiempo que aumenta la anchura de la sínfisis y el cuerpo mandibular y se observa un crecimiento lingual de determinadas regiones de la mandíbula.

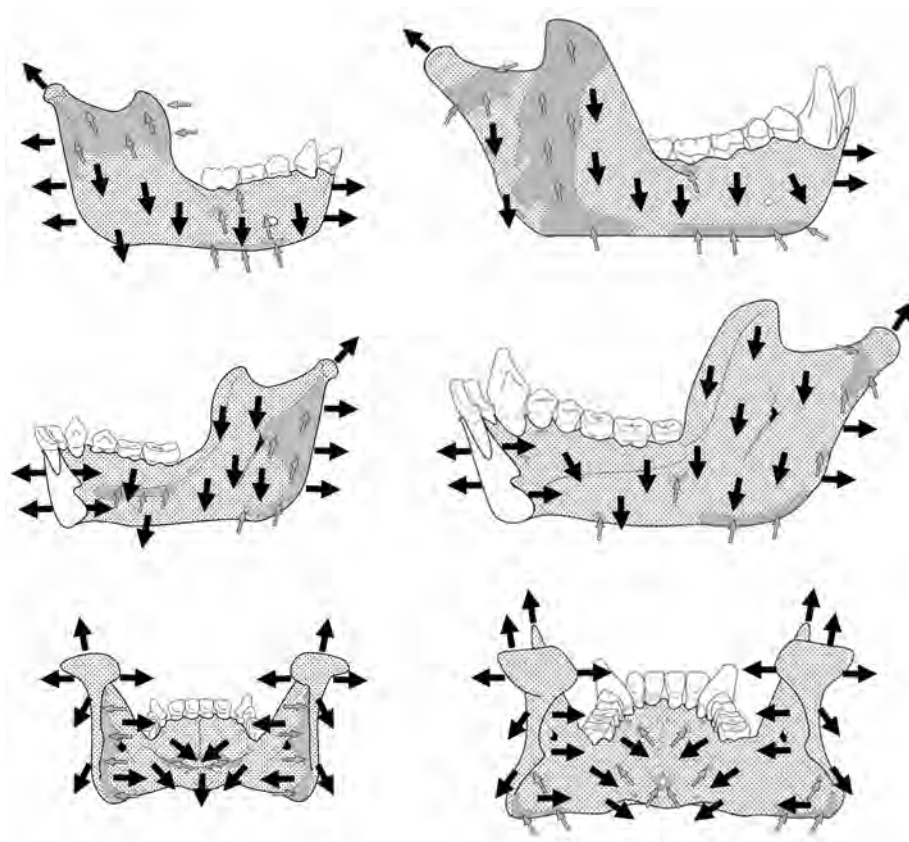


Figura 5.40. Vectores de crecimiento inferidos a partir de patrón de modelado óseo común de la mandíbula. Vista lateral externa, lateral interna y posterior (vista frontal en la Figura 5.34) de los chimpancés inmaduros (izquierda) y adultos (derecha).

El PMOc de la región sinfisaria de los chimpancés inmaduros y adultos muestran en el lado labial y lingual formación de hueso, indicando el crecimiento anterior y posterior. Por un lado, el patrón labial coincide con el patrón observado en el grupo 2 (3-5 años) obtenido por Johnson *et al.* (1976) (Figura 5.39) que se asocia a la característica región sinfisaria de *Pan troglodytes* de perfil inclinado posteriormente desde el componente alveolar hasta el borde inferior. Este perfil podría explicarse por un fuerte crecimiento anterior de la mandíbula aumentando el tamaño del morro u hocico y de este modo contribuyendo al prognatismo facial de

la cara del chimpancé. En este sentido podríamos hipotetizar que la inclinación de la sínfisis sucede por una mayor tasa de formación ósea en la parte superior de la superficie labial de esta región comparada con la menor tasa de la parte inferior. A su vez, el aumento de la tasa de formación podría relacionarse con la deriva labial de los incisivos –que acompaña al crecimiento anterior de la mandíbula–, al contrario de lo que ocurre en *Homo sapiens* donde los incisivos se mueven en sentido lingual. Además, la presencia de reabsorción en el borde inferior acentuaría la inclinación de la región sinfisaria. En cuanto a los chimpancés adultos, el patrón obtenido por Johnson *et al.* (1976) –grupo 3– muestra un gran campo de reabsorción en el componente alveolar que se extiende hasta el primer premolar, mientras que nuestros datos señalan un patrón similar al observado al de los individuos inmaduros y al grupo 2 (3-5 años). Hay que señalar que en dicho estudio sólo se analiza un individuo adulto y que, como indica Johnson y colaboradores y teniendo en cuenta los resultados obtenidos en la presente tesis, podría tratarse de una variación individual. La muestra de individuos adultos analizados en esta tesis muestra que el individuo 1939-3379 (femenino) presenta pequeños campos de reabsorción en la parte superior de la superficie labial de la sínfisis. Otra hipótesis que se ha planteado para explicar la inclinación de la sínfisis mandibular, y que no excluye la anterior, surge del marco de la biomecánica y plantea que podría ser una estrategia para reducir el estrés asociado con el doblamiento transversal lateral del cuerpo –*wishboning*– (Hylander, 1984; 1985; Ravosa, 1991; Daegling, 2001). La parte lingual presenta campos de formación por toda la superficie que indican su crecimiento posterior y un pequeño campo de reabsorción en la fosa geni posiblemente relacionado con su formación. Sin embargo, el PMOc de la superficie lingual de los chimpancés inmaduros y adultos no coincide con el patrón obtenido por Johnson *et al.* (1976), que es el mismo para todos los grupos de edad –grupo 1 (0-3 años), grupo 2 (3-5 años) y grupo 3 (adulto)– (Figura 5.39). Estos autores indican la presencia de un gran campo de reabsorción en la cara lingual de la sínfisis que no se ha observado en ningún espécimen estudiado en esta tesis. Desde el punto de vista anatómico, la cara lingual de la región sinfisaria presenta rasgos morfológicos utilizados en la taxonomía de primates denominado toro transversal superior –*superior transverse torus*– y toro transversal inferior –*inferior transverse torus*–, también conocido como plataforma simia –*simian shelf*– (Daegling, 1993; Siebert & Swindler, 2002) ¿Cómo podemos explicar la presencia de estas características anatómicas de *Pan troglodytes* si tenemos dos patrones de modelado óseo diferentes? Una hipótesis que podemos plantear concierne a la variabilidad que afecta al tamaño del campo de reabsorción que se localiza en la fosa genioglosa, desde un

campo pequeño, como el observado en esta tesis, hasta un campo de gran tamaño, como el obtenido por Johnson *et al.* (1976). Asimismo, podríamos señalar que la región de los toros transversos superior e inferior presentan una tasa de formación de hueso superior al del resto de la superficie pronunciándose en el perfil lingual. Esta hipótesis es consistente con los datos obtenidos mediante el estudio de los perfiles de la sínfisis de los primates con el método del eje medial –*median axis method*– que demuestran la gran variabilidad morfológica intra- e interespecífica y la gran variabilidad de la forma de la sínfisis durante la ontogenia, indicando la plasticidad de esta región (Daegling, 1993) (Figura 5.41). Asimismo, la presencia de ambos toros ha sido relacionada con la formación de la fosa genioglosa que, según Daegling (1993), podría ser la clave para comprender la variación de la forma de la sínfisis de los grandes primates. Hay que señalar, que la presencia del toro transverso superior ha sido relacionada con el doblamiento transverso lateral del cuerpo –*wishboning*– del que hablamos anteriormente, de modo que se consideran respuestas estructurales que resisten a dicho doblamiento (Hylander, 1984; Daegling, 2001).

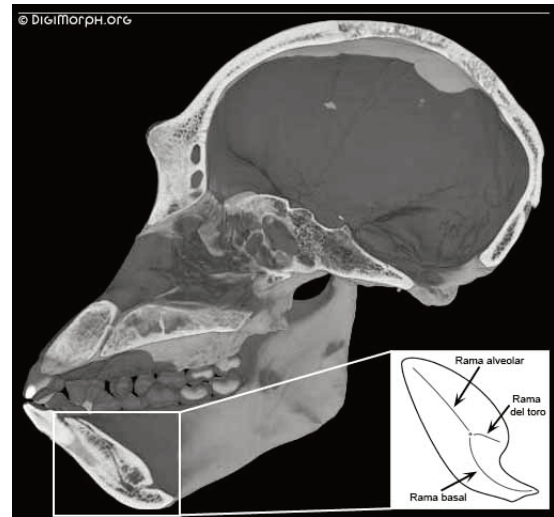


Figura 5.41. Corte sagital de un cráneo de chimpancé. Tomado de Digimorph. El cuadro inferior muestra el esquema del corte sagital de la sínfisis obtenido por Daegling (1993). Se indican las tres ramas: alveolar, del toro y basal.

El cuerpo mandibular de los chimpancés inmaduros y adultos se caracteriza por presentar campos de formación de hueso que indican su crecimiento labial y lingual, aumentando su anchura, el crecimiento de la altura y el alargamiento anteroposterior del cuerpo (Daegling, 1996). El predominio de los campos de formación está relacionado con la forma en “V” característica de la mandíbula de los chimpancés, diferente de la mandíbula con forma de “U” humana. Asimismo, se observa un campo de reabsorción en el borde inferior que indica el crecimiento lingual de este área. El patrón observado en la parte bucal del cuerpo es similar al de los individuos inmaduros y el adulto analizado por Johnson *et al.* (1976). Sin embargo, los patrones elaborados por estos autores muestran únicamente el campo de reabsorción en el borde inferior del individuo adulto. Además, dicho campo presenta distinta extensión de modo que en la muestra estudiada en esta tesis el campo de reabsorción se extiende desde el foramen mandibular/región sinfisaria (inmaduro/adulto) hasta el contacto con la rama mandibular, mientras que en el adulto analizado por Johnson *et al.* abarca desde el canino hasta el nivel del segundo molar. Las diferencias entre los patrones obtenidos en esta tesis y los de Johnson *et al.* (1976) podrían estar reflejando la variabilidad de este área, si bien el característico campo de reabsorción parece predominar en el patrón de la superficie

bucal del cuerpo. Por otro lado, los individuos inmaduros muestran un campo de reabsorción en la protuberancia lateral que recuerda al patrón observado en *Macaca mulatta* (Enlow, 1963; 1982). Este campo ha sido interpretado en *Macaca* como un cambio lingual del cuerpo que contribuye a la forma angular del arco mandibular. Sin embargo, el campo de reabsorción observado en la muestra de esta tesis es de menor tamaño que el de *Macaca* por lo que podríamos suponer que en los chimpancés se trata de una variación del patrón de modelado óseo. La superficie lingual, caracterizada por los campos de formación ósea, presenta un vector de crecimiento lingual predominante en la ontogenia de los chimpancés. Sin embargo, existe variación en el desarrollo de *Pan troglodytes* de modo que los individuos inmaduros muestran un campo de reabsorción en la línea milohioidea que no se observa en los individuos adultos. Anatómicamente, este campo de reabsorción podría estar relacionado con la proyección de la fosa sublingual sobre la fosa submandibular, mientras que en los chimpancés adultos el perfil se suaviza. El patrón obtenido por Johnson *et al.* (1976) muestra que la superficie lingual del cuerpo está cubierta por campos de formación de hueso, al igual que la muestra de chimpancés adultos estudiados en esta tesis. Del mismo modo, estos autores indican que esta deposición ósea está relacionada con el perfil redondeado del cuerpo mandibular de los chimpancés, es decir, la fosa sublingual no destaca por encima de la fosa submandibular.

La rama mandibular es la región que presenta una mayor variación del patrón de modelado óseo en el desarrollo. Por un lado, se observan semejanzas entre los chimpancés inmaduros y los mapas –tanto de individuos inmaduros como del adulto– obtenidos por Johnson *et al.* (1976), ambos caracterizados por un campo de reabsorción en la mitad superior de la superficie bucal y un campo alargado desde el cóndilo hasta el gonion de la superficie lingual. En general, se observa un vector de crecimiento lingual de la parte superior de la rama, mientras que la región inferior crece bucal y lingualmente, aumentando su anchura. Por otro lado, los chimpancés adultos analizados en esta tesis muestran un patrón distinto al descrito por Johnson y colaboradores. Estos especímenes presentan un amplio campo diagonal de reabsorción en la superficie bucal desde la coronoides hasta el gonion y la superficie lingual cubierta por campos de formación destacando pequeños campos en el cuello del cóndilo y en el borde del gonion. Los vectores de crecimiento inferidos a partir de este patrón de modelado óseo indican el cambio lingual de la región media de la rama y el aumento en anchura de la parte anterior. Una de las diferencias más notables entre los patrones de ambos trabajos es la presencia de un campo de reabsorción en la cara lingual de la coronoides en los especímenes

analizados por Johnson *et al.* (1976) que no existe en la muestra estudiada en esta tesis. La presencia de este campo de reabsorción también ha sido descrita por Enlow y colaboradores en *Homo sapiens* y *Macaca mulatta* (Enlow, 1963; Enlow & Harris, 1964; Enlow, 1982). En todas estas especies este campo de reabsorción junto con la formación del borde posterior de la rama se relaciona con el crecimiento posterior de la rama mandibular. Sin embargo, el patrón de la coronoides observado en los chimpancés inmaduros de esta tesis está asociado al predominio del vector de crecimiento lingual y superior y con un crecimiento posterior menos pronunciado de la mitad superior de la rama, mientras la parte inferior presentaría un crecimiento posterior, aumento de la anchura de la base de la rama y el crecimiento bucal del borde del gonion. Como resultado aumenta la dimensión horizontal de la rama mandibular, cuya anchura es mayor que la observada en *Homo sapiens* (Humphrey *et al.*, 1999). Al mismo tiempo ocurre el crecimiento superior del cóndilo mediante un crecimiento en V similar al observado en *Macaca mulatta* y en *Homo sapiens*, consistente en la formación endóstica de hueso y reabsorción en el periostio del cuello del cóndilo (Enlow, 1963; 1982; Enlow & Harris, 1964). En la etapa adulta la rama mandibular experimenta un crecimiento bucal que afecta a la región media desde la coronoides hasta el gonion, mientras que la región anterior y la región posterior aumentan en anchura. Del mismo modo que observamos en los individuos inmaduros, el campo de reabsorción del cuello del cóndilo indica el crecimiento superior siguiendo el principio de la V. Desde este campo de reabsorción hasta el gonion se observan campos de formación de hueso que indican el crecimiento posterior de la rama aumentando el ángulo formado por la rama y el cuerpo mandibular que han aumentado su longitud (Daegling, 1996; Humphrey *et al.*, 1999). En general, observamos en el desarrollo un crecimiento lingual de la parte posterior de la rama de modo que podría relacionarse con un aumento de la anchura bicondilar menor que el observado en *Homo sapiens* y con la pronunciada forma en V (Enlow, 1963; 1982; Humphrey *et al.*, 1999).

Gorilla gorilla

El análisis microscópico de la muestra de *Gorilla gorilla* nos indica que hay un gran porcentaje de superficies del esqueleto facial y la mandíbula en mal estado de conservación. Asimismo, hay que señalar que el estudio del individuo adulto 1939-928 revela que no se conserva las microcaracterísticas de formación y reabsorción de hueso debido a la erosión de su superficie. La erosión puede estar relacionada con el tratamiento de limpieza y manipulación del material. Como en *Pan troglodytes*, la apófisis cigomática del hueso temporal no se ha replicado dada la fragmentación y fragilidad de la cortical ósea.

Especimen	Edad (años)/Sexo	Lado replicado	Lámina
61.7.29.8	Inmaduro (<5 años)/ Hembra	Derecho	V.30
61.7.29.4	Inmaduro (<11 años)/ Hembra	Izquierdo	V.31
1857.11.2.2	Inmaduro (<8 años)/ Macho	Izquierdo	V.32
1864.12.1.3	Inmaduro (<5 años)/ Indet	Izquierdo	V.33
1939.961	Inmaduro (<4 años)/ Indet	Derecho	V.34
1939.937	Inmaduro (<5 años)/ Indet	Derecho	V.35
1939.922	Adulto (>12 años)/ Hembra	Derecho	V.36
1939.934	Adulto (>12 años)/ Hembra	Derecho	V.37
1951.9.27.13	Adulto (>12 años)/ Hembra	Derecho	V.38
48.435	Adulto (>12 años)/ Macho	Derecho	V.39
1948.3.3.2	Adulto (>12 años)/ Macho	Izquierdo	V.40

Tabla 5.3. Individuos inmaduros y adultos de *Gorilla gorilla* (Natural History Museum, Londres) que conservan el patrón de modelado óseo donde se indican el sexo, lado replicado y las láminas correspondientes.

1. Patrones de modelado óseo: ejemplares inmaduros

Esqueleto facial

Constricción postorbitaria: el individuo 61-7-29-8 conserva una gran área de formación de hueso que se extiende verticalmente desde el punto donde se unen la sutura frontocigomática y la sutura esfenocigomática hasta el margen inferior del molde. Este área se extiende hacia la sutura esfenocigomática cubriendo toda la superficie, mientras que la superficie comprendida entre el campo alargado y el margen de la apófisis frontal del hueso cigomático presentan pequeñas áreas. Las áreas de formación de esta región se localizan en contacto con la sutura frontocigomática entre el punto de unión de las suturas y el margen de la apófisis frontal. A este nivel se observa un área a nivel del borde inferior del arco superciliar y otro en el margen inferior del molde. El margen próximo al borde externo de la apófisis frontal conserva pequeñas áreas de formación. El resto de los individuos inmaduros de la muestra presentan un menor porcentaje de áreas de formación con diferente distribución. El individuo 1939-937 presenta en contacto con la sutura esfenofrontal dos grandes áreas de formación, una a nivel de la constricción postciliar y otra a nivel del borde inferior del arco superciliar. Este individuo presenta también áreas de formación que se extienden por el margen de la apófisis frontal del arco superciliar. El individuo 61-7-29-4 presenta una pequeña área de formación por debajo de la sutura frontocigomática y en contacto con la sutura esfenocigomática. Y el individuo 1939-961 conserva un área próxima a la sutura esfenofrontal a nivel del borde inferior del arco superciliar. En cuanto a la reabsorción ósea, se ha identificado un área en la sutura frontocigomática próxima a la sutura esfenocigomática en 61-7-29-4, un área en el hueso frontal a la altura del arco superciliar en 1939-961, y un área en el hueso frontal próxima a la sutura esfenofrontal en 1939-937. El individuo 1857-11-2-2 no conserva áreas de modelado óseo debido a la erosión de la superficie, y en el individuo 1864-12-1-3 no se ha podido obtener la réplica de alta resolución de la constricción postorbitaria debido a la fragilidad de la cortical ósea.

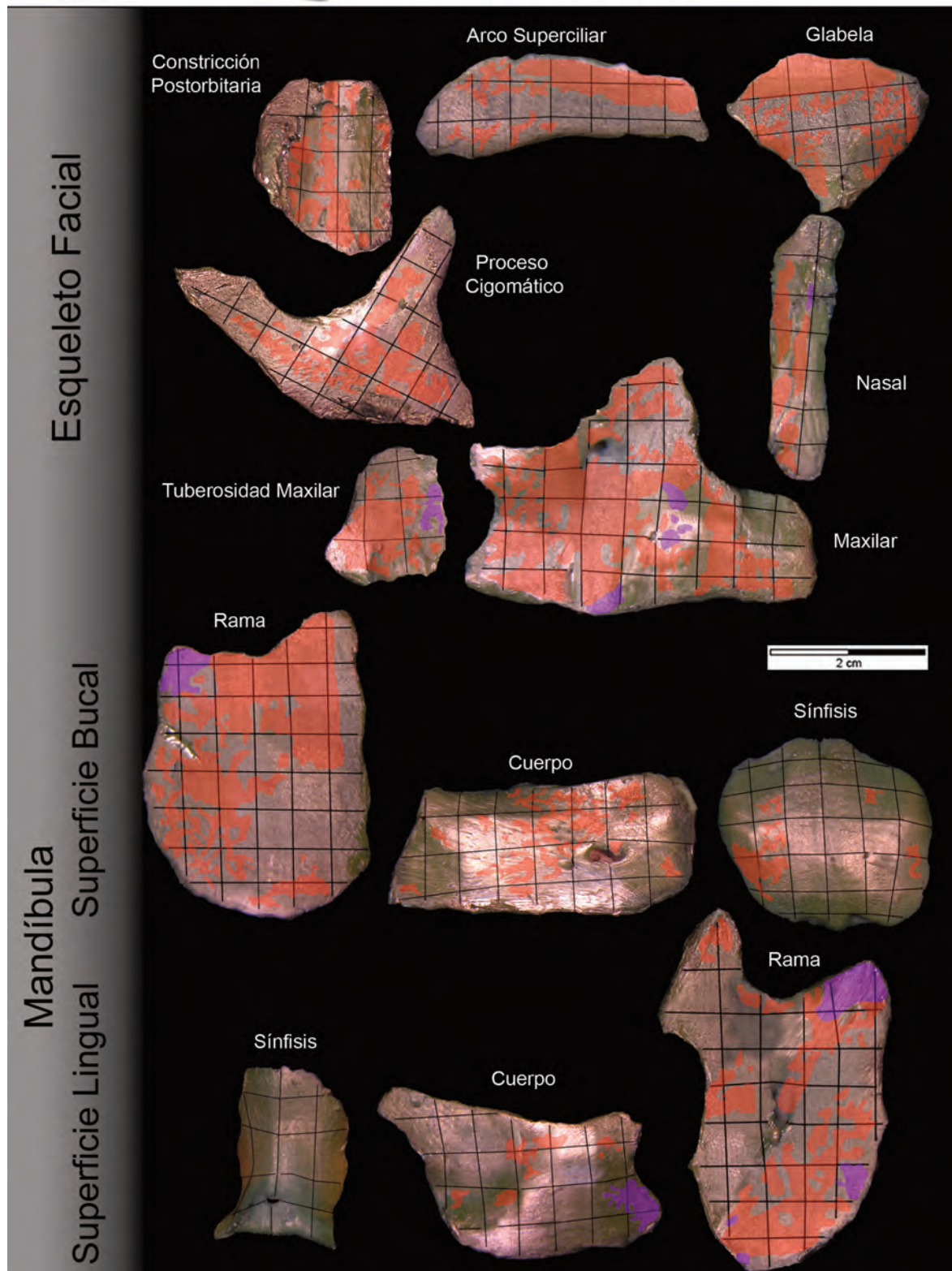
Arco superciliar: se caracteriza por superficies de formación de hueso que en el caso del individuo 61-7-29-8 se extienden por la constricción postorbitaria desde la sutura frontocigomática hasta la zona de contacto con la glabella, y se observa cuatro áreas en la parte inferior próxima al borde supraorbitario desde su punto medio hasta el extremo próximo a la sutura frontocigomática. En el resto de los individuos se conservan menos superficies con características de actividad celular. De este modo, se observan dos áreas próximas a la glabella en el individuo 1939-937, áreas de pequeño



Individuo: **61-7-29-8** Edad: **Inmaduro** Sexo: **Hembra**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Derecho**



tamaño en la constricción postorbitaria desde su parte media hasta una zona próxima a la sutura frontocigomática, desde donde se extiende hacia el borde supraorbitario en 1864-12-1-3, y dos áreas en el borde supraorbitario que se extiende desde su punto medio (próximo a la sutura frontocigomática) y en su parte inferior (próximo a la glabella) en 61-7-29-4. Los individuos 1939-961 y 1857-11-2-2 presentan la superficie erosionada.

Glabela: conserva áreas de formación ósea por toda su superficie en el individuo 61-7-29-8, o en la parte central del toro de la glabella y de la constricción postorbitaria, y un área en dicha constricción próxima al contacto con el arco superciliar en el individuo 1939-937. Los individuos 1939-961, 1857-11-2-2, 61-7-29-4 y 1864-12-1-3 no conservan áreas de actividad celular al presentar la superficie de esta región erosionada.

Hueso nasal: muestra superficies de deposición desde la sutura frontonasal hasta el borde inferior de este hueso en el individuo 61-7-29-8, una pequeña área próxima a la sutura frontonasal en los individuos 1939-961, 1939-937 y 1864-12-1-3 y un área localizada en su parte media en 1939-961 y 1939-937. Los individuos 1857-11-2-2 y 61-7-29-4 están completamente erosionados.

Apófisis frontal del maxilar: los individuos 61-7-29-8 y 1864-12-1-3 se caracterizan por la presencia de áreas de deposición que se extienden desde la sutura frontomaxilar hasta el contacto con el cuerpo del maxilar. Los individuos 1939-937 y 1857-11-2-2 muestran en la mitad de esta región del maxilar una pequeña área de formación de hueso, y en el caso de 1857-11-2-2 se observan además un área de reabsorción situada por encima del campo de deposición. En los individuos 1939-961, 61-7-29-4 no se han identificado áreas de actividad celular.

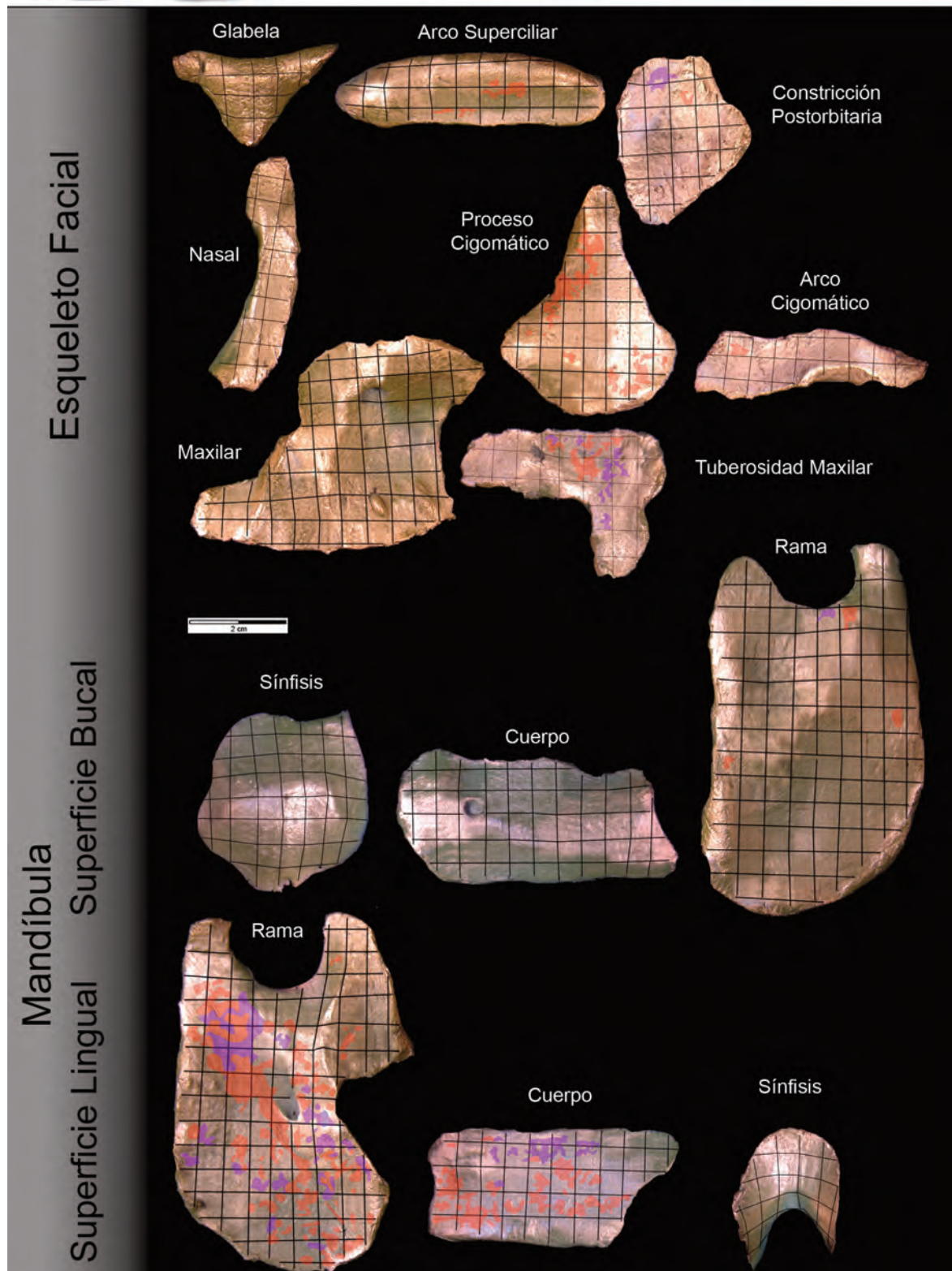
Cuerpo del maxilar: se caracteriza por la presencia de áreas de deposición ósea. En el individuo 61-7-29-8 estas áreas se distribuyen por toda la superficie del cuerpo del maxilar, mientras que en el resto de los individuos se localizan en distintos puntos de esta región. De esta manera observamos en los individuos 1939-961 y 1939-937 un área de formación en el contacto del cuerpo del maxilar con la apófisis frontal próxima al borde del orificio nasal. En el borde infraorbitario se observa un área a nivel del foramen facial, y áreas que se extienden verticalmente desde el borde infraorbitario a nivel de la sutura cigomáticomaxilar hasta la zona de contacto con el componente alveolar en los individuos 1939-937 y 1864-12-1-3. Además, el individuo 1864-12-1-3 presenta una pequeña área de formación localizada en la región anterior del foramen facial a nivel de la espina



Individuo: **61-7-29-4** Edad: **Inmaduro** Sexo: **Hembra**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Izquierdo**



nasal anterior. En 1939-961 existe una pequeña área situada al mismo nivel que la anterior pero en la región próxima a la tuberosidad maxilar. El componente alveolar maxilar presenta áreas de formación en el área situada por debajo del orificio nasal y se extiende por la zona de los incisivos en el individuo 1939-937, localizada a nivel del incisivo lateral en 1864-12-1-3, o a nivel del primer molar en 1939-961. En cuanto a la actividad de reabsorción ósea, el individuo 1939-937 presenta en el borde infraorbitario dos pequeñas áreas próximas a la sutura cigomáticomaxilar, el individuo 61-7-29-8 presenta cuatro áreas en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel del canino, el individuo 1857-11-2-2 se observa un área de reabsorción en la zona de los incisivos centrales, que se extiende desde la espina nasal anterior hasta el borde del componente alveolar. El componente alveolar muestra un área a nivel del canino en el individuo 1864-12-1-3, del primer premolar en 61-7-29-8, y del segundo premolar en 1939-961 y 1864-12-1-3.

Tuberosidad maxilar: conserva en el componente alveolar un área que cubre toda su superficie como en el individuo 61-7-29-8, o bien una pequeña área de formación en el margen bucal como en el individuo 1857-11-2-2. En el individuo 61-7-29-8 el área de formación se extiende cubriendo la zona de la región del cuerpo del maxilar, excepto la zona de la apófisis cigomática y el margen bucal. El individuo 1939-937 presenta tres grandes áreas de formación desde el nivel de la apófisis cigomática hasta el nivel medio de la tuberosidad maxilar, mientras que el individuo 61-7-29-4 muestra áreas a nivel de la apófisis cigomática. En cuanto a la actividad de reabsorción de hueso, se observa un gran área a nivel de la apófisis cigomático que se extiende hasta la parte media de la tuberosidad maxilar en el individuo 1939-937, un área en el margen bucal a nivel medio de la tuberosidad en el individuo 61-7-29-8 y áreas de reabsorción que se extienden verticalmente desde el nivel de la apófisis cigomática hasta el contacto con el componente alveolar en el individuo 61-7-29-4. El individuo 1939-961 conserva una pequeña área de reabsorción a nivel de la apófisis cigomática. En el caso del individuo 1864-12-1-3 no se pudo obtener el molde debido a la fragilidad de la cortical ósea de esta región.

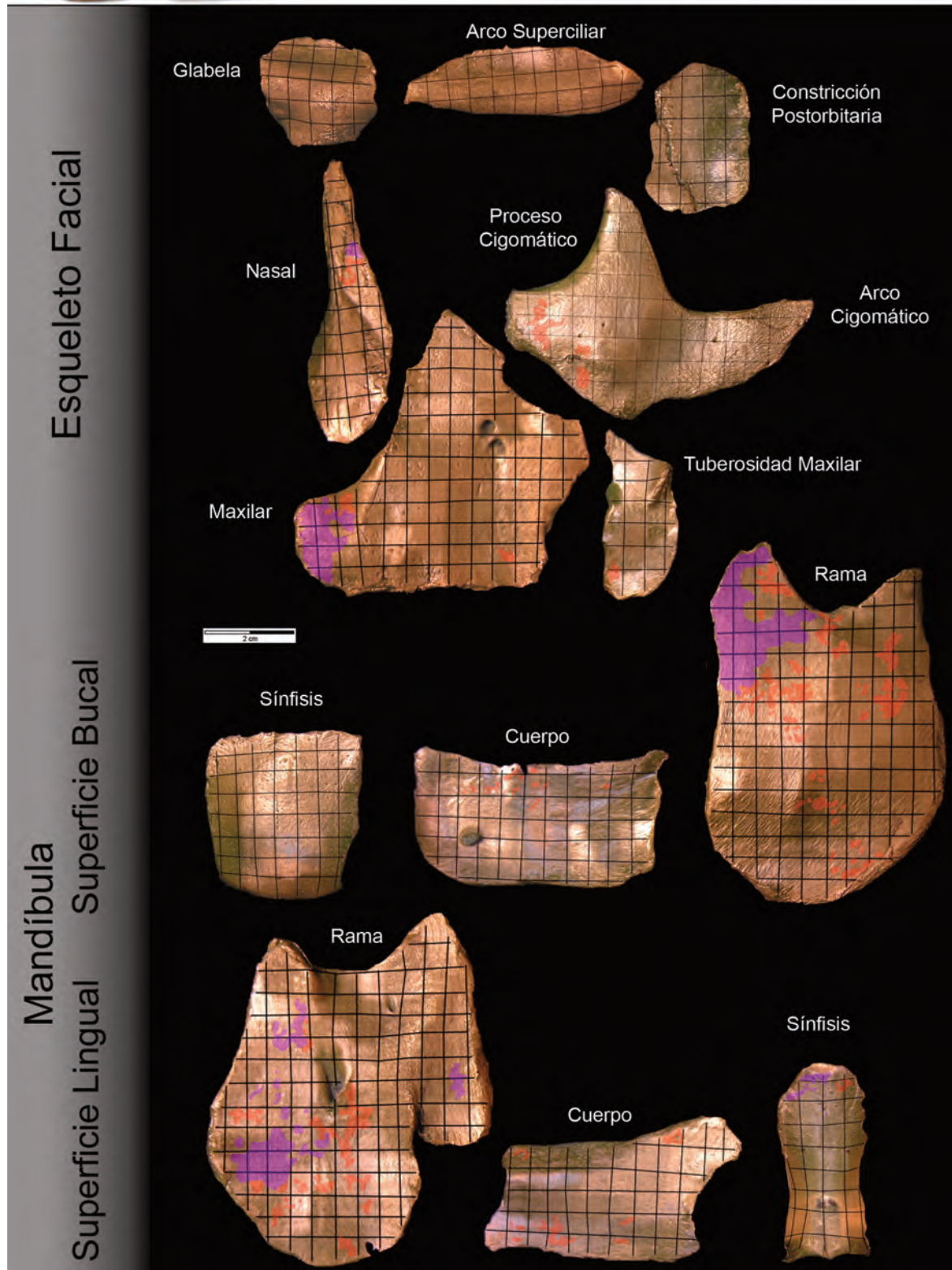
Hueso cigomático: conserva áreas de formación de hueso que en el individuo 61-7-29-8 cubren toda la superficie del hueso cigomático y se extienden hacia la parte media del proceso frontal y hasta la sutura temporocigomática del proceso temporal. Se observan áreas de deposición en la sutura cigomáticomaxilar en la zona próxima al borde infraorbitario en los individuos 1939-937 y 1857-11-2-2, y en su parte media en los individuos 1857-11-2-2 y 1864-12-1-3. La superficies de deposición



Individuo: 1857-11-2-2 Edad: Inmaduro Sexo: Macho

Colección: Colección de Primates - NHM (Londres)

Lado replicado: Izquierdo



se extienden por el borde orbitario hasta alcanzar la parte media del proceso frontal del hueso cigomático en los individuos 1939-937, 61-7-29-4 y 1864-12-1-3. En 1939-937 las áreas de deposición se extienden hacia el contacto con el proceso temporal del hueso cigomático. El individuo 1939-961 presenta una pequeña área de formación en el borde infraorbitario a nivel del foramen cigomático facial. En los individuos 61-7-29-4 y 1864-12-1-3 se observan áreas de pequeño tamaño en el comienzo del proceso temporal del hueso cigomático. En cuanto a la reabsorción ósea, los individuos 1939-937 y 1864-12-1-3 presentan un área próxima a la sutura cigomáticomaxilar a nivel del foramen cigomático facial. En el caso de 1939-937 desde este punto continúa por una zona paralela a la sutura cigomáticomaxilar hasta llegar al borde inferior del hueso cigomático, desde donde se extiende por una zona paralela al borde inferior del hueso cigomático hasta la zona de contacto con el proceso temporal cigomático. En el borde inferior del proceso temporal presenta una pequeña área de reabsorción próxima a la sutura temporocigomática.

Apófisis cigomática del hueso temporal: todos los individuos presentan la superficie erosionada y en el caso de los individuos 1857-11-2-2 y 1864-12-1-3 la fragilidad de la cortical de esta región impidió la elaboración de los moldes de alta resolución. Por esta razón, no se ha obtenido el correspondiente mapa de modelado óseo.

Mandíbula

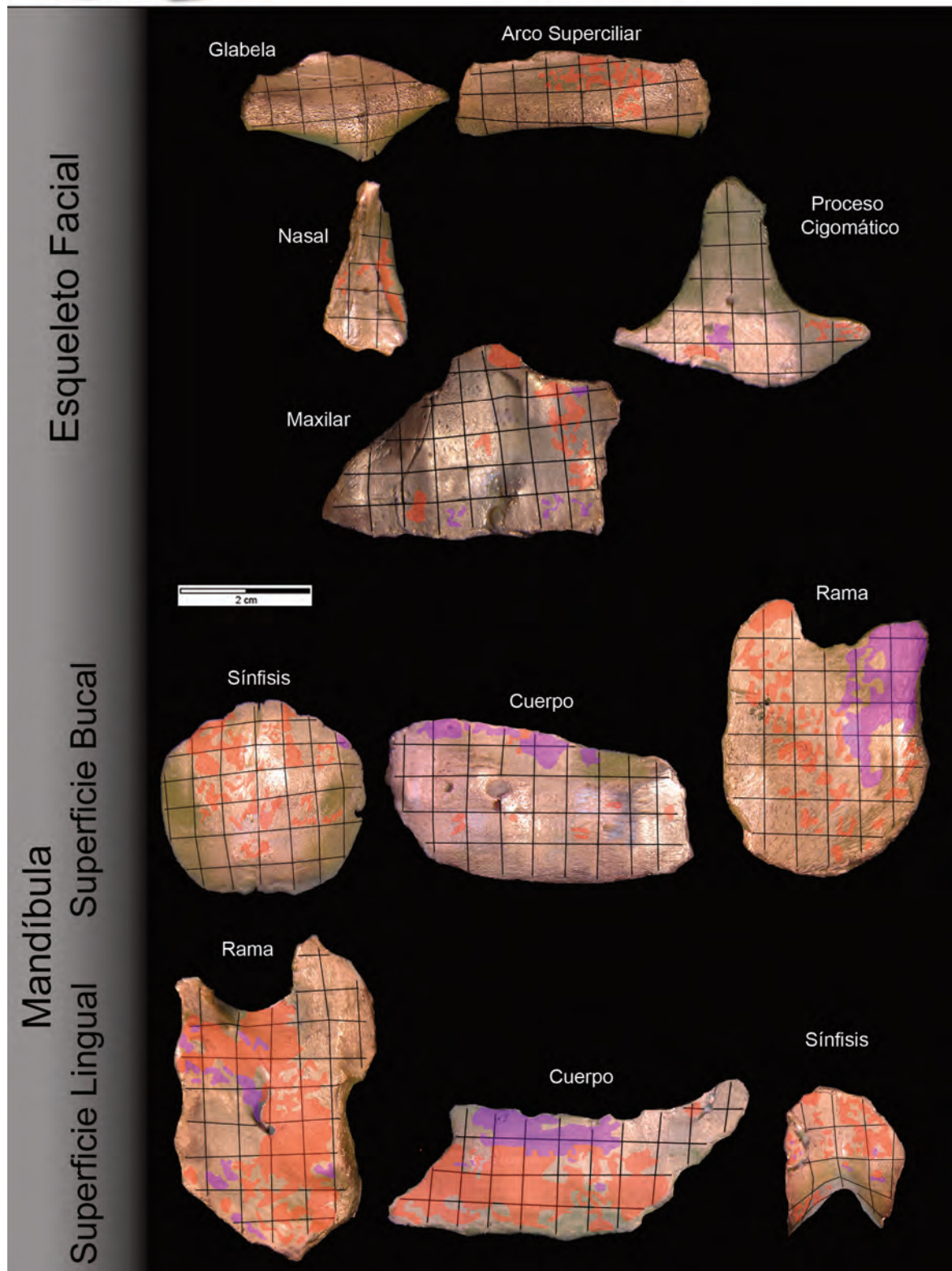
Región Sinfisaria - Superficie Labial: el componente alveolar de la región sinfisaria conserva áreas de formación ósea a nivel de los incisivos en el individuo 1864-12-1-3, y a nivel de los caninos izquierdo en 1939-961 y derecho en 1939-961 y 1939-937, mientras que el individuo 61-7-29-8 muestra erosionada la superficie de hueso de esta área. En cuanto a la actividad de reabsorción ósea, el individuo 1864-12-1-3 es el único que presenta un área localizada a nivel del canino izquierdo. El componente basal de los gorilas inmaduros se caracteriza por la presencia de áreas de deposición y la ausencia de reabsorción ósea. Estas áreas se distribuyen en una zona comprendida entre los segundos incisivos derecho e izquierdo en 1864-12-1-3, entre el segundo incisivo y el canino del lado derecho en 1939-961 y 61-7-29-8 y del lado izquierdo en 1939-961. Además, en el individuo 61-7-29-8 en su lado izquierdo sólo se conservan dos áreas de deposición situadas en el contacto con el componente alveolar a nivel del segundo incisivo y otro área próxima al borde inferior de la sínfisis a nivel del canino. El individuo 1939-937 presenta la superficie del componente basal erosionada, y los individuos 1857-11-2-2 y 61-7-29-4 no conservan ningún área de actividad de modelado óseo en la superficie labial de la sínfisis.



Individuo: **1864-12-1-3** Edad: **Inmaduro** Sexo: **Indet.**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Izquierdo**



Región Sinfisaria - Superficie Lingual: la superficie del componente alveolar presenta áreas de formación ósea que se distribuyen en los individuos 1864-12-1-3 y 1939-937 desde el canino izquierdo hasta el canino derecho, mientras que en el individuo 1857-11-2-2 se observa una pequeña área localizada a nivel del segundo incisivo derecho. En cuanto a la reabsorción ósea únicamente el individuo 1857-11-2-2 presenta campos que se extienden desde el primer incisivo izquierdo hasta el nivel del canino izquierdo. En el individuo 1939-961 la superficie del componente alveolar está erosionado y no se observan áreas de actividad celular. El componente basal se caracteriza por la presencia de áreas de formación de hueso que se distribuyen en la zona situada por encima de la plataforma simia desde el canino derecho al canino izquierdo en el individuo 1939-961 o entre los segundos incisivos laterales en 1939-937. Por debajo del toro de la plataforma simia, se observan áreas próximas al borde inferior desde la línea sínfisaria hasta el nivel del canino izquierdo en el individuo 1864-12-1-3, o un área a nivel del canino derecho en 1939-961 y 1939-937. La actividad de reabsorción de hueso, presente únicamente en el componente basal del individuo 1864-12-1-3, se localizan en la plataforma simia a nivel del canino derecho. La superficie del componente basal del individuo 1857-11-2-2 está erosionada por lo que no se han identificado áreas de actividad celular. Los individuos 61-7-29-8 y 61-7-29-4 presentan la superficie lingual de la región sínfisaria erosionada.

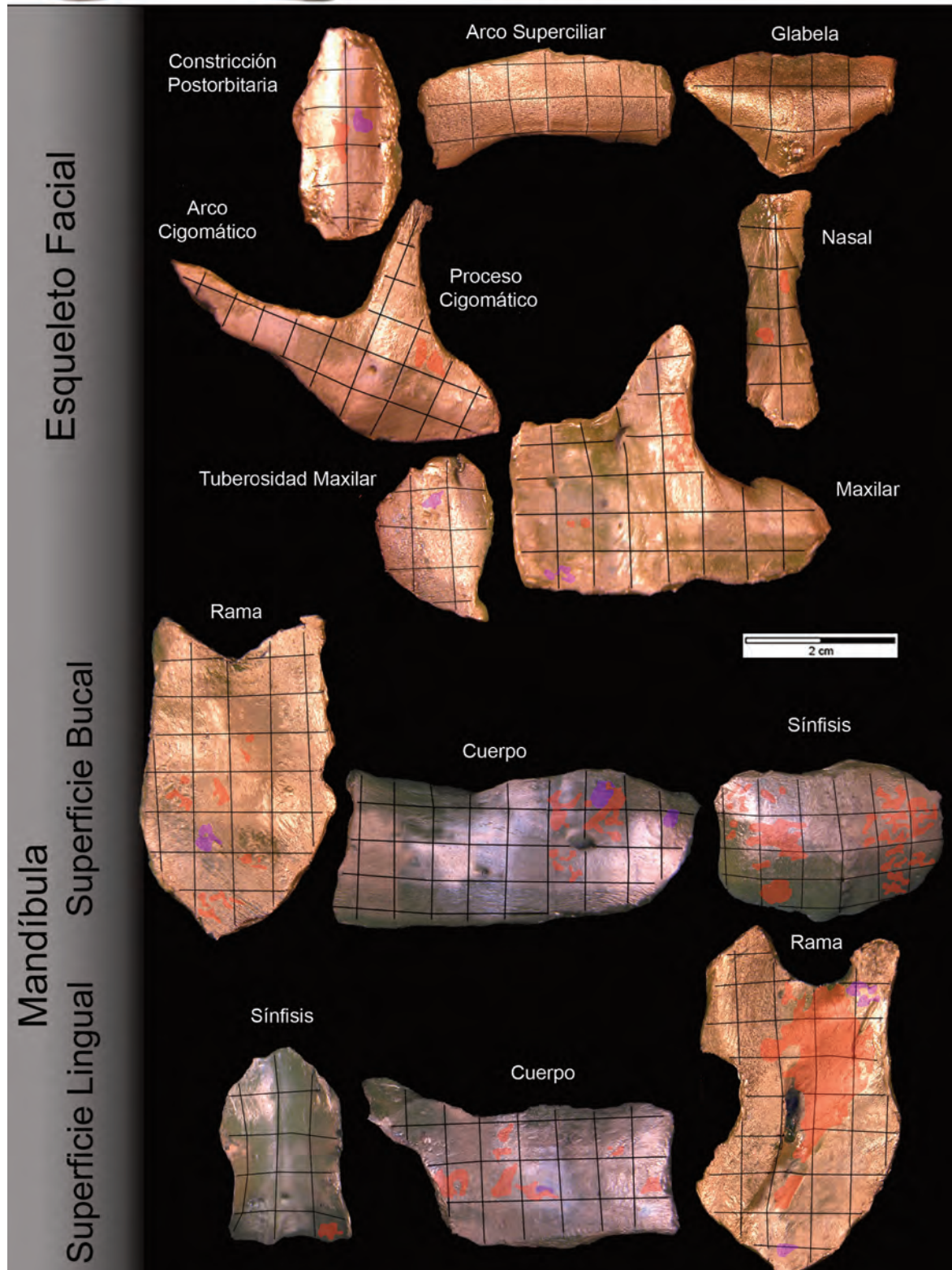
Cuerpo mandibular - Superficie Bucal: el componente alveolar del cuerpo mandibular conserva áreas de formación de hueso que se localizan a nivel del primer premolar en los individuos 1939-937, 61-7-29-8 y 1939-961, del segundo premolar en 1857-11-2-2, y a nivel del primer molar en 61-7-29-8. En el individuo 1864-12-1-3 se observa una pequeña área a nivel de la parte posterior del primer molar. La reabsorción del hueso en el componente alveolar se ha identificado en el individuo 1864-12-1-3 en una zona que se extiende desde el canino hasta el primer molar, mientras que en el individuo 1939-961 hay dos áreas situadas a nivel de la parte anterior del canino y a nivel del primer premolar. En el componente basal se han identificado áreas de deposición ósea en la zona de contacto con la sínfisis a la altura del foramen mentoniano en el individuo 61-7-29-8. Desde la parte anterior del foramen mentoniano las áreas de formación se extienden por su parte superior hasta alcanzar el primer molar y desciende por su parte posterior en los individuos 1939-961 y 61-7-29-8. En el caso de 61-7-29-8 las superficies de deposición se extienden posteriormente ocupando la zona situada por debajo del primer molar, desde el contacto con el componente alveolar hasta el borde inferior del cuerpo. En este individuo se observan también tres áreas en la zona del segundo molar, dos próximas al



Individuo: **1939-961** Edad: **Inmaduro** Sexo: **Indet.**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Izquierdo**



contacto con el componente alveolar, y un área en el borde inferior del cuerpo donde contacta con la rama. Por otro lado los individuos 1857-11-2-2, 1939-937 y 1864-12-1-3 presentan áreas de deposición de pequeño tamaño localizadas en el contacto con el componente alveolar en la región de los premolares en 1857-11-2-2, y por debajo del foramen mentoniano y al mismo nivel en la región de los molares en 1939-937 y 1864-12-1-3.

Cuerpo mandibular - Superficie Lingual: la superficie lingual del cuerpo conserva en el componente alveolar áreas de formación de hueso por debajo del canino en los individuos 1857-11-2-2, 1864-12-1-3 y 1939-937, del primer premolar en 1939-961 y 1939-971, y de los segundos molares en 1857-11-2-2 y 61-7-29-4. Las áreas de reabsorción del componente alveolar se han identificado en los individuos 1864-12-1-3 y 61-7-29-4. En 1864-12-1-3 existe un área continua que abarca, desde el nivel del primer premolar hasta la zona del segundo premolar, mientras que en 61-7-29-4 se observan áreas de reabsorción que se distribuyen desde el nivel del primer premolar hasta el primer molar. El componente basal presenta áreas de formación de hueso desde el contacto con la sínfisis hasta el contacto con la rama que se presentan como un gran área continua en el individuo 1864-12-1-3 o como pequeñas áreas en 61-7-29-4. En el resto de los individuos las áreas de formación se localizan en la fosa sublingual en la región media del cuerpo a nivel del canino en 1939-961 y 61-7-29-8, o desde el contacto con el componente alveolar hasta una zona por encima del borde inferior en 1939-937. A nivel del primer premolar se observan superficies de formación en la parte media del cuerpo en los individuos 1939-961 y 61-7-29-8, o próximas al borde inferior del cuerpo en 1939-937 y 1857-11-2-2. En 1939-961, 1939-937 y 1857-11-2-2 se conservan áreas próximas al borde inferior y al contacto con la rama. El componente basal del cuerpo también presenta áreas de reabsorción de hueso en la fosa submandibular. Asimismo, se observa una pequeña área en la parte media del cuerpo en la línea milohioidea en 1939-961, a nivel del primer molar en 61-7-29-4, y en la mitad inferior del cuerpo en la zona de contacto con la rama en 61-7-29-8.

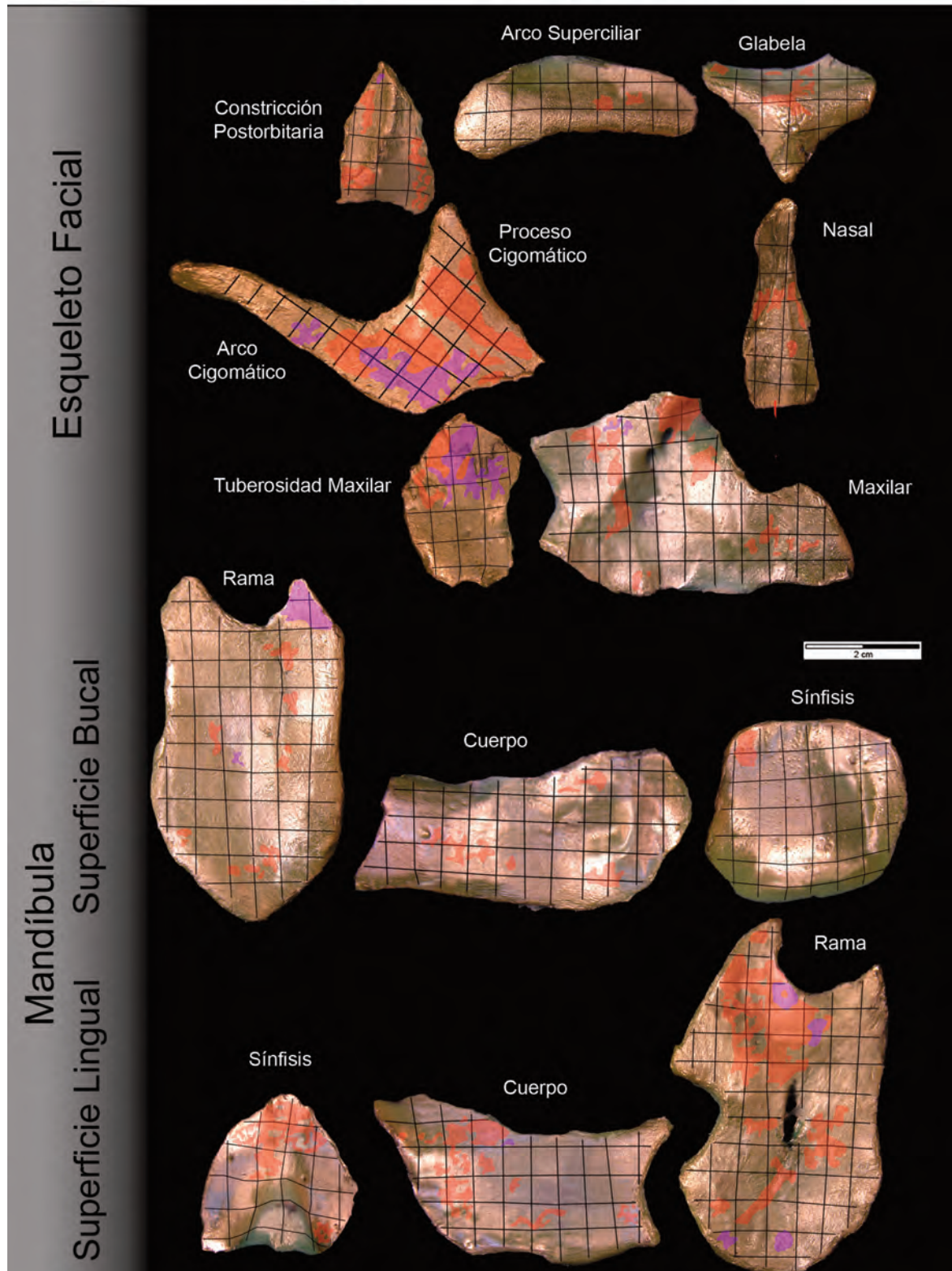
Rama mandibular - Superficie Bucal: la superficie bucal de la rama presenta una clara distribución de las áreas de actividad celular que es similar en los individuos 61-7-29-8, 1939-937 y 1857-11-2-2, mientras que 1864-12-1-3 presenta una distribución diferente. Los individuos 1939-961 y 61-7-29-4 tienen la superficie erosionada y conservan pequeñas áreas en zonas concretas. La apófisis coronoides presenta áreas de reabsorción ósea en el ápice de la apófisis de los individuos 61-7-29-8, 1939-937 y 1857-11-2-2. En el individuo 1857-11-2-2 este área de reabsorción se extiende hacia la



Individuo: **1939-937** Edad: **Inmaduro** Sexo: **Indet.**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Derecho**



parte inferior hasta llegar al punto medio del borde anterior de la rama, y desde esta zona se prolonga diagonalmente hacia arriba hasta llegar a la parte anterior de la escotadura mandibular. Además, se observan pequeñas áreas de reabsorción localizadas en la parte posterior de la escotadura sigmoidea próxima a la base del cuello del cóndilo en el individuo 61-7-29-4, un área en la parte superior de la fosa masetérica que corresponde al punto medio de la rama en 1939-937, y dos pequeñas áreas en la fosa masetérica próximas a la zona de contacto con el borde posterior de la rama con la región del gonion en 1939-961. El resto de la superficie bucal de la rama mandibular se caracteriza por la presencia de áreas de formación de hueso. En el individuo 61-7-29-8 estas áreas se distribuyen por la apófisis coronoides (por debajo del campo de reabsorción) y desciende ocupando una zona comprendida entre el borde anterior de la rama y el nivel de la escotadura mentoniana. Desde la apófisis coronoides, las áreas de deposición se extienden hacia la parte posterior de la rama cubriendo la región de la fosa triangular y el cuello del cóndilo, sin alcanzar el borde posterior de la rama. Esta superficie de formación desciende verticalmente a nivel de la mitad del cuello de cóndilo hasta llegar a la mitad de la rama, y se extiende hacia la izquierda cubriendo la parte superior de la fosa masetérica contactando con las superficies de formación de la apófisis coronoides. En este individuo también se observa un área de formación en el borde inferior de la rama se extiende por el borde de la región del gonion y alcanza la región de contacto de la rama con el cuerpo. Por otro lado, el individuo 1864-12-1-3 presenta una distribución de las áreas de modelado óseo distinta a la descrita en el resto de los individuos inmaduros de gorila. Este espécimen presenta áreas de formación de hueso distribuidas en el ápice de la apófisis coronoides y áreas en una zona que se extiende diagonalmente desde la parte superior del borde anterior de la rama hasta el gonion. Esta zona diagonal se extiende por el borde anterior de la rama hasta el punto medio, se dirige a la fosa masetérica y alcanza la región del gonion. Desde el gonion asciende por el borde posterior de la rama hasta llegar a su punto medio. En cuanto a la reabsorción ósea se observa un gran área que comprende la anchura del cuello del cóndilo y que se extiende desde el cuello del cóndilo hasta el punto medio del borde posterior de la rama. La parte inferior de este gran área de reabsorción se prolonga verticalmente a nivel de la parte anterior de la base del cóndilo (por el lateral de la fosa masetérica) hasta alcanzar el nivel del gonion.

Rama mandibular - Superficie Lingual: la zona comprendida entre el borde anterior de la rama y la cresta endocoronoidea presenta en la parte inferior un área de deposición en el individuo 61-7-29-4 y un área de reabsorción en el individuo 1857-11-2-2, mientras que en el resto de los individuos

esta región está erosionada. La apófisis coronoides presenta áreas de formación de hueso en el ápice de la apófisis coronoides en los individuos 1939-937 y 1864-12-1-3, que se extiende por toda la longitud de la cresta endocoronoidea en el individuo 1939-937, y una pequeña área en el ápice de la apófisis coronoides en la zona posterior de la cresta endocoronoidea en 61-7-29-4. En el toro triangular se observan áreas de formación distribuidas por toda esta zona en el individuo 1939-937, en su parte posterior comprendida entre el nivel de la escotadura mandibular hasta la base del cuello del cóndilo en 1939-961 y 1864-12-1-3. El individuo 61-7-29-8 presenta dos áreas de formación en el borde anterior de la escotadura sigmoidea. Las superficies de formación se extienden posteriormente cubriendo la base del cuello del cóndilo de los individuos 1939-961, 61-7-29-8, 61-7-29-4 y 1864-12-1-3. Desde esta región, las áreas de deposición se extienden diagonalmente hasta el foramen mandibular (cubriendo el canal del foramen) en 1939-961, 61-7-29-8 y 1864-12-1-3. Por otro lado, en la región del borde posterior de la rama se observan áreas de formación próximas a la base del cuello del cóndilo en los individuos 1939-961, 61-7-29-8, 61-7-29-4 y 1864-12-1-3, a nivel del foramen mandibular en 61-7-29-8, 1857-11-2-2 y 61-7-29-4, y próxima a la región del gonion en 61-7-29-8 y 1864-12-1-3. Las áreas de formación, situadas en la zona del borde posterior de la rama situada a nivel del foramen mandibular, se extienden por la parte inferior del área oblicua que comprende el foramen mandibular, el surco milohioideo, la zona de contacto con el cuerpo donde alcanza el borde inferior de la rama en los individuos 1939-961, 61-7-29-8, 1939-937 y 61-7-29-4. En esta zona, los individuos 1857-11-2-2 y 1864-12-1-3 conservan áreas de formación, desde la parte inferior del foramen mandibular hasta el borde inferior de la rama. La fosa pterigoidea interna se caracteriza por la presencia de superficies de deposición ósea que se extienden por la región del gonion en los individuos 61-7-29-8, 1857-11-2-2, 61-7-29-4 y 1864-12-1-3. La región situada por delante del foramen mandibular presenta áreas de formación de hueso en los individuos 61-7-29-8, 1939-937, 1857-11-2-2, 61-7-29-4 y 1864-12-1-3, que en 1857-11-2-2, 61-7-29-4, 1864-12-1-3 se extiende por la región del contacto cuerpo rama hasta alcanzar el borde inferior de la rama. El individuo 1939-937 presenta una pequeña área de formación en la parte media de la zona de contacto rama-cuerpo mandibular.

En cuanto a la actividad de reabsorción ósea, se observa un área en la parte inferior de la región comprendida entre el borde anterior de la rama y la cresta endocoronoidea en el individuo 1857-11-2-2, un área en la parte anterior de la escotadura sigmoidea en 1939-937 y un área separada del borde de la escotadura a nivel de su punto medio en 1939-937 y 1864-12-

1-3. En la región del cuello del cóndilo los individuos 1939-961 y 61-7-29-8 conservan áreas de reabsorción, en 1857-11-2-2 y 61-7-29-4 estas áreas están situadas en una zona por debajo a nivel de la parte posterior de la escotadura sigmoidea, y en 1864-12-1-3 la reabsorción se localiza en la parte posterior de la base del cuello del cóndilo, desde donde se extiende hacia el foramen mandibular. En la región inferior del borde posterior de la rama (en contacto con la región del gonion) se observan áreas de reabsorción que se extienden hacia la fosa pterigoidea interna en los individuos 61-7-29-8, 1857-11-2-2, 61-7-29-4, 1864-12-1-3. La región del gonion presenta pequeñas áreas de reabsorción a nivel del foramen mandibular en 1939-961, 1939-937, 1857-11-2-2 y 1864-12-1-3, y próximas al contacto con el cuerpo mandibular en 1939-937 y 61-7-29-8. Por otro lado, en el individuo 61-7-29-4 se han identificado áreas de reabsorción en la zona comprendida entre el foramen mandibular y el cuerpo, desde donde desciende por la zona de contacto rama-cuerpo mandibular, mientras que 61-7-29-8 y 1864-12-1-3 presentan un área en la región media de esta zona.

2. Patrones de modelado óseo: ejemplares adultos

Esqueleto Facial

Constricción postorbitaria: se caracteriza por la presencia de superficies de reabsorción que se localizan en la zona inferior, correspondiente al hueso cigomático en la zona comprendida entre la sutura frontocigomática y la sutura esfenofrontal en los individuos 1948-3-3-2 y 1951-9-27-13 y en una zona próxima a la sutura esfenofrontal en 48-435. En el individuo 1951-9-27-13 se observa un área de reabsorción de gran tamaño en el hueso frontal en contacto con la mitad de la sutura esfenofrontal que se ha recogido en la réplica. En la mitad superior de esta región el individuo 1948-3-3-2 hay dos áreas de reabsorción que se localizan en el hueso frontal una próxima a la sutura esfenofrontal y otra al borde izquierdo del molde, ambas a nivel del arco superciliar. En esta región también se observan pequeñas áreas de formación de hueso en la parte superior del molde a nivel del arco superciliar en el individuo 1939-922, en la zona media próxima a la apófisis frontal del hueso cigomático en 1948-3-3-2 o próxima a la sutura esfenofrontal en 1939-934. Asimismo, se observan áreas de reabsorción en la parte inferior del molde próxima a la apófisis frontal del hueso cigomático en los individuos 1939-922 y 1948-3-3-2 y en su mitad izquierda en 1939-922, 1948-3-3-2 y 1939-934.

Arco superciliar: se observan áreas de formación en el toro superciliar en la zona próxima a la sutura frontocigomática en los individuos 1948-3-3-2 y 1939-934, un gran área de formación en el área comprendida entre el

toro superciliar y el borde supraorbitario que se extiende desde la sutura frontocigomática hasta una zona próxima a la glabella en 1939-934 y una pequeña área de formación ósea en el borde supraorbitario próxima a la glabella en 1951-9-27-13. Los individuos 1939-922 y 48-435 no presentan áreas de modelado óseo en esta región del esqueleto facial. No se han identificado áreas de reabsorción de hueso en ningún individuo.

Glabela: el individuo 1948-3-3-2 es el único que conserva áreas de actividad celular, mientras que los individuos 1939-922, 48-435, 1951-9-27-13 y 1939-934 presentan la superficie de la glabella erosionada. En 1948-3-3-2 se han identificado áreas de formación de hueso localizadas en el toro superciliar en su punto medio y en una zona próxima al arco superciliar derecho. También se ha descrito deposición por debajo del toro superciliar en la zona de contacto con los arcos superciliares.

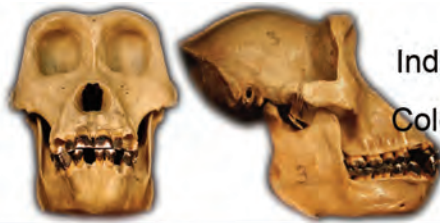
Hueso nasal: se caracteriza por la presencia de áreas de formación ósea que se extienden desde la sutura frontonasal hasta el borde superior del orificio nasal, ocupando toda la superficie comprendida entre la sutura internasal y la sutura nasomaxilar en el individuo 1948-3-3-2, y una pequeña área en la parte media de la sutura nasomaxilar en 1939-934. Los individuos 1939-922, 48-435, 1951-9-27-13 no conservan áreas de actividad celular.

Apófisis frontal del maxilar: conserva un área de formación de hueso que se extiende desde la sutura frontomaxilar hasta llegar al cuerpo del maxilar por toda su superficie en el individuo 1948-3-3-2 o por la superficie de la apófisis que contacta con la sutura nasomaxilar en 1951-9-27-13. En los individuos 48-435 y 1939-934 se observan pequeñas áreas de formación en la zona de contacto con el cuerpo del maxilar, próxima al borde infraorbitario, y en el individuo 48-435 una pequeña área próxima al borde del orificio nasal. En cuanto a la actividad de reabsorción de hueso, el individuo 1948-3-3-2 muestra tres pequeñas áreas en la sutura nasomaxilar: una próxima a la sutura frontomaxilar, en la región media y la tercera en el contacto con el cuerpo maxilar en el punto medio entre el borde infraorbitario y el borde del orificio nasal. El individuo 1939-922 no presenta áreas de actividad celular en esta zona del maxilar.

Cuerpo del maxilar: conserva áreas de modelado óseo en los individuos 1939-934 y 1948-3-3-2, mientras que el resto de los individuos adultos presentan la superficie erosionada y sólo se observan áreas en el componente alveolar. En el cuerpo del maxilar se conservan áreas de formación de hueso en la región comprendida entre la zona de contacto con la apófisis frontal y el foramen infraorbitario, y se extiende desde el borde in-

fraorbitario y el borde del orificio nasal. Estas áreas de formación ósea se extienden por la zona comprendida entre el foramen infraorbitario y el borde del orificio nasal hasta alcanzar el borde inferior del orificio nasal. En la región de la apófisis frontal se observa un área en el borde inferior del orificio nasal próxima a la sutura intermaxilar en el individuo 1948-3-3-2 y en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel del incisivo lateral en 1939-934. Por otro lado, las superficies de deposición se extienden por la zona comprendida entre la sutura cigomáticomaxilar y el foramen infraorbitario, desde el borde infraorbitario hasta el punto medio de la sutura cigomáticomaxilar en 1948-3-3-2 o hasta el extremo final de esta sutura en 1939-934. La región situada por debajo del foramen infraorbitario se caracteriza por la presencia de áreas de formación de hueso que se extienden desde la parte inferior del foramen en el individuo 1939-934 o desde el nivel del extremo inferior de la sutura cigomáticomaxilar en 1948-3-3-2 hasta la zona de contacto con el componente alveolar. El individuo 1948-3-3-2 presenta áreas de reabsorción en la mitad inferior de la sutura cigomáticomaxilar, en la parte inferior del foramen infraorbitario. Estas áreas se extienden verticalmente desde el nivel del extremo inferior de la sutura cigomáticomaxilar hasta la zona de contacto con el componente alveolar, desde donde se extienden horizontalmente hasta alcanzar una zona próxima a la tuberosidad maxilar. El individuo 1939-934 presenta dos áreas de reabsorción por debajo del foramen infraorbitario a nivel del borde inferior del orificio nasal, y dos áreas en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel del segundo premolar y del segundo molar. El componente alveolar del cuerpo del maxilar presenta áreas de formación de hueso a nivel del incisivo lateral en los individuos 1939-934 y 1948-3-3-2, del canino en 1939-934, del segundo molar en 1948-3-3-2 y del tercer molar en los individuos 1939-934, 1948-3-3-2, 1951-9-27-13 y 48-435. Las áreas de reabsorción del componente alveolar se localiza a nivel del incisivo central próximo a la sutura intermaxilar del individuo 1939-934 y a nivel del canino de 1951-9-27-13 y 1948-3-3-2. El individuo 1939-922 no conserva áreas de actividad celular.

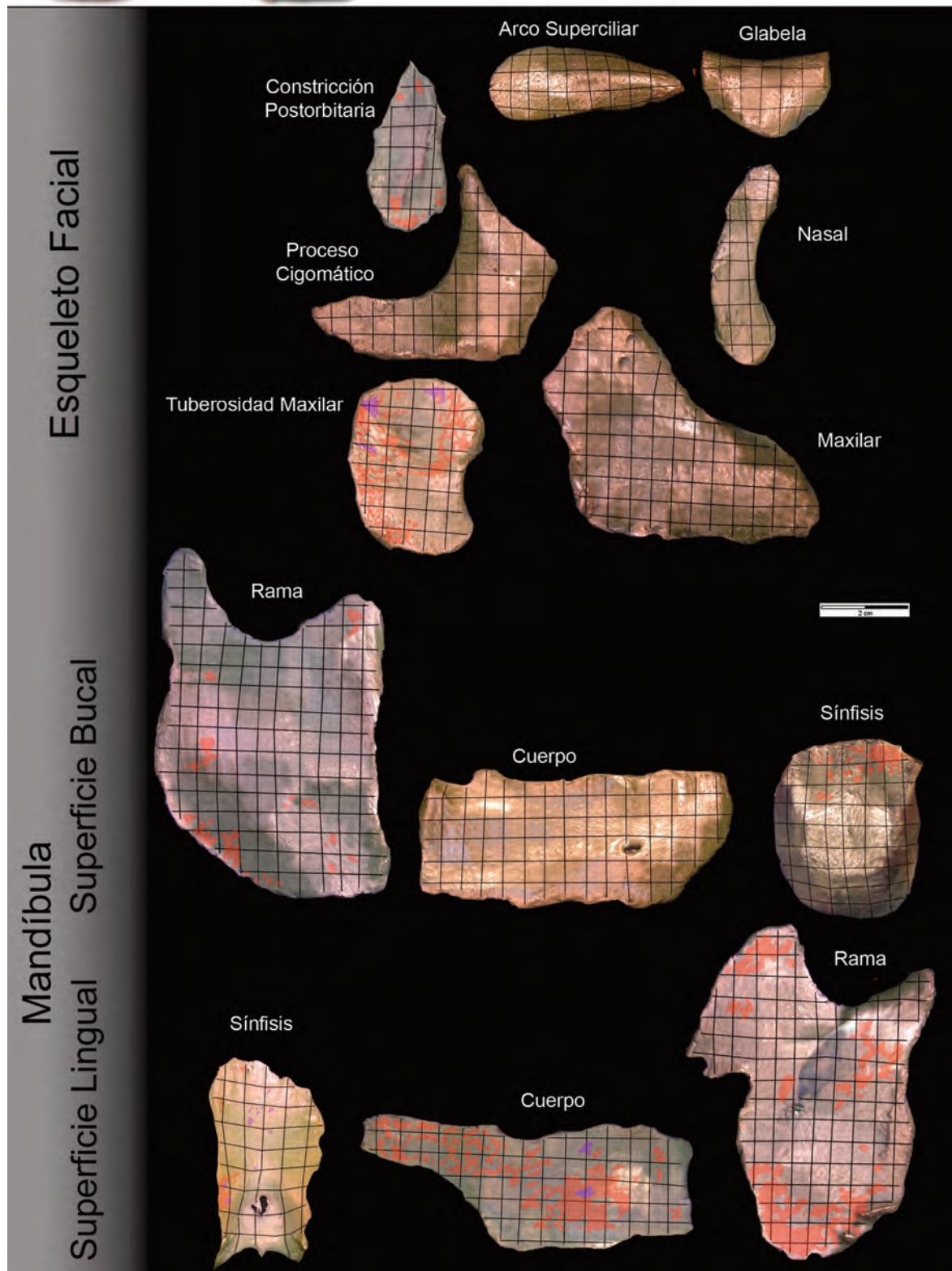
Tuberosidad maxilar: conserva en el componente alveolar áreas de formación de hueso que se extienden por la mitad próxima al margen lingual en los individuos 1939-922 y 48-435, un área en la parte media 1948-3-3-2 y 1951-9-27-13 y un área próxima al margen lingual de los individuos 48-435 y 1951-9-27-13. La región del cuerpo del maxilar en la tuberosidad presenta áreas de formación de hueso que se extienden por una zona paralela al margen lingual hasta alcanzar el nivel del apófisis cigomática en el individuo 1939-922, mientras que en el individuo 48-435 muestra



Individuo: **1939-922** Edad: **Adulto** Sexo: **Hembra**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Derecho**



áreas desde el componente alveolar hasta la parte media de la tuberosidad. El individuo 1939-934 presenta áreas que se extiende verticalmente desde el nivel de la apófisis cigomática hasta el nivel medio de la tuberosidad por una zona próxima al margen bucal, el individuo 1951-9-27-13 presenta dos áreas en la parte media de la tuberosidad próximas al margen bucal y el individuo 1948-3-3-2 presentan pequeñas áreas de formación distribuidas por toda la región. Las áreas de reabsorción en la tuberosidad maxilar se distribuyen en la parte central del componente alveolar de los individuos 1951-9-27-13 y 1939-934. Asimismo, el individuo 1939-922 muestra áreas que se extienden horizontalmente por la parte central de la tuberosidad, desde el margen bucal hasta el margen lingual, desde donde ascienden por el margen lingual hasta el nivel de la apófisis cigomática. En la región del cuerpo maxilar se observa una gran área de reabsorción a nivel de la apófisis cigomática en los individuos 1951-9-27-13 y 1948-3-3-2, mientras que en los individuos 1939-922 y 48-435 se observa un área en el margen bucal, otro área en el margen lingual y un área en el parte central en 48-435. En el caso de 1948-3-3-2 las áreas de reabsorción se extienden desde esta zona hasta alcanzar el componente alveolar. Asimismo, el individuo 1939-922 presenta una pequeña área de reabsorción en el punto medio del margen bucal, el individuo 48-435 muestra áreas en la parte media de la tuberosidad desde el margen bucal hasta una zona próxima al margen lingual y un área en el contacto con el componente alveolar próxima al margen lingual y el individuo muestra áreas en la zona de contacto con el componente alveolar que se extienden desde el margen bucal al margen lingual.

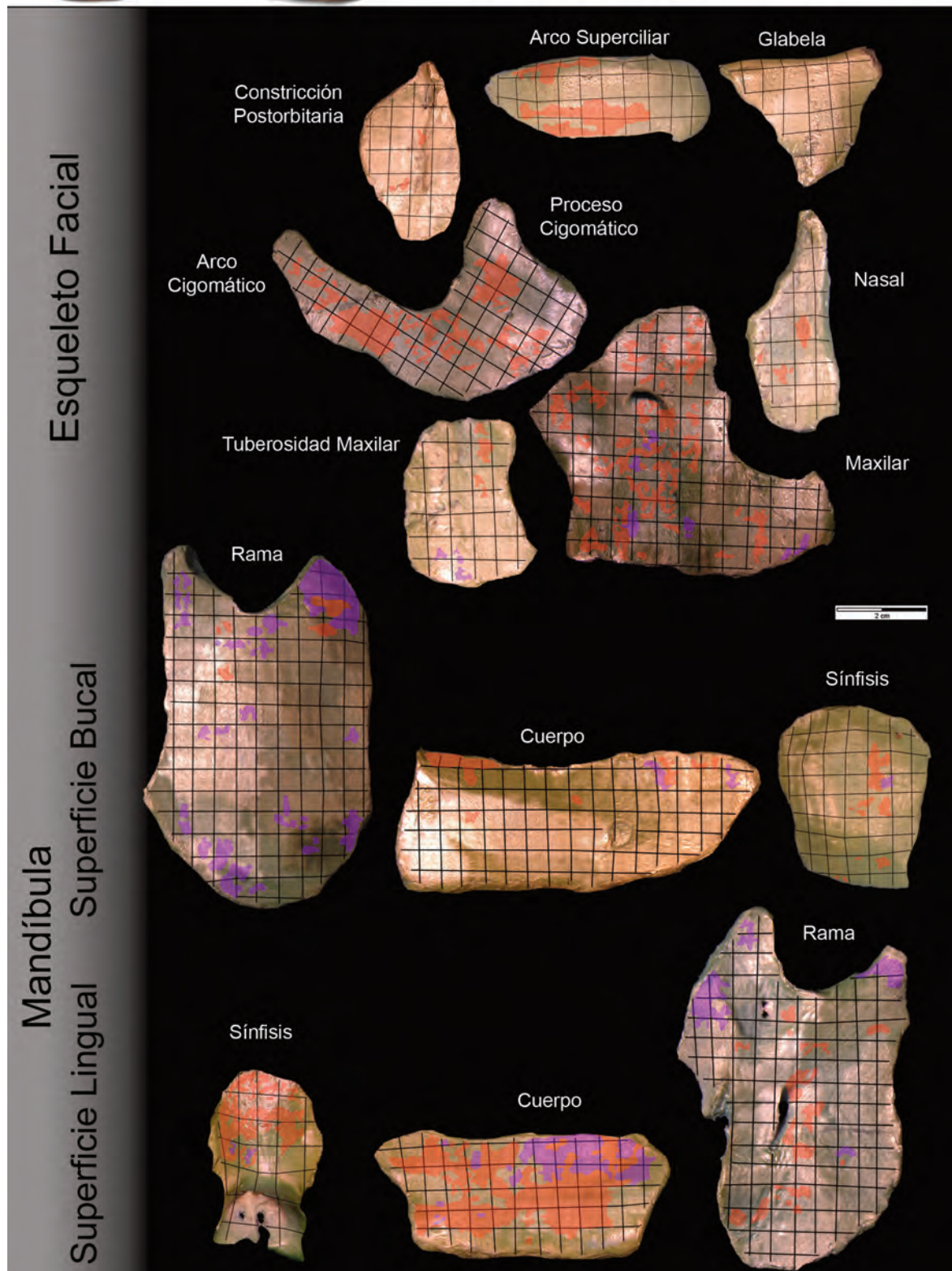
Hueso cigomático: el individuo 1948-3-3-2 conserva pequeñas áreas de deposición en la apófisis frontal que discurren por el borde orbitario, desde la sutura frontocigomática hasta la zona de contacto con el cuerpo del hueso cigomático, y desde esta zona se extienden hacia el punto medio de la sutura cigomáticomaxilar donde contacta con las áreas de reabsorción. El individuo 1939-934 presenta un gran área de formación en la zona comprendida entre el contacto con la apófisis frontal y el foramen facial del hueso cigomático. El individuo 1951-9-27-13 muestra tres pequeñas áreas de formación en el borde orbitario a nivel del foramen facial. En el caso de los individuos 1948-3-3-2 y 1939-934 se observa que las superficies de formación se extienden diagonalmente desde el punto medio de la sutura cigomáticomaxilar hasta la mitad superior de la zona de contacto con la apófisis temporal del hueso cigomático; desde esta zona las áreas de formación se extienden cubriendo toda la superficie de la apófisis temporal hasta alcanzar la sutura temporocigomática. El individuo 1951-9-27-13 presenta dos pequeñas áreas de formación en el



Individuo: **1939-934** Edad: **Adulto** Sexo: **Hembra**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Derecho**



borde inferior de la zona de contacto con la apófisis temporal y áreas en la zona próxima a la sutura cigomáticomaxilar. En cuanto a las áreas de reabsorción, el individuo 1948-3-3-2 presenta un área que se extiende de la mitad de la sutura cigomáticomaxilar hasta su extremo final, coincidiendo con la reabsorción en esta misma zona en el cuerpo del maxilar. En el individuo 1951-9-27-13 se observa un área de reabsorción en el borde inferior del hueso cigomático en contacto con el extremo final de la sutura cigomáticomaxilar. Los individuos 1939-922 y 48-435 no conservan áreas de actividad celular.

Apófisis cigomática del hueso temporal: conserva en los individuos 1948-3-3-2, 1939-934 y 1951-9-27-13 áreas de formación de hueso próximas a la sutura temporocigomática. En el individuo 1951-9-27-13 se observan áreas de reabsorción ósea situadas por detrás de los áreas de formación. Los individuos 1939-922 y 48-435 no conservan áreas de actividad celular.

Mandíbula

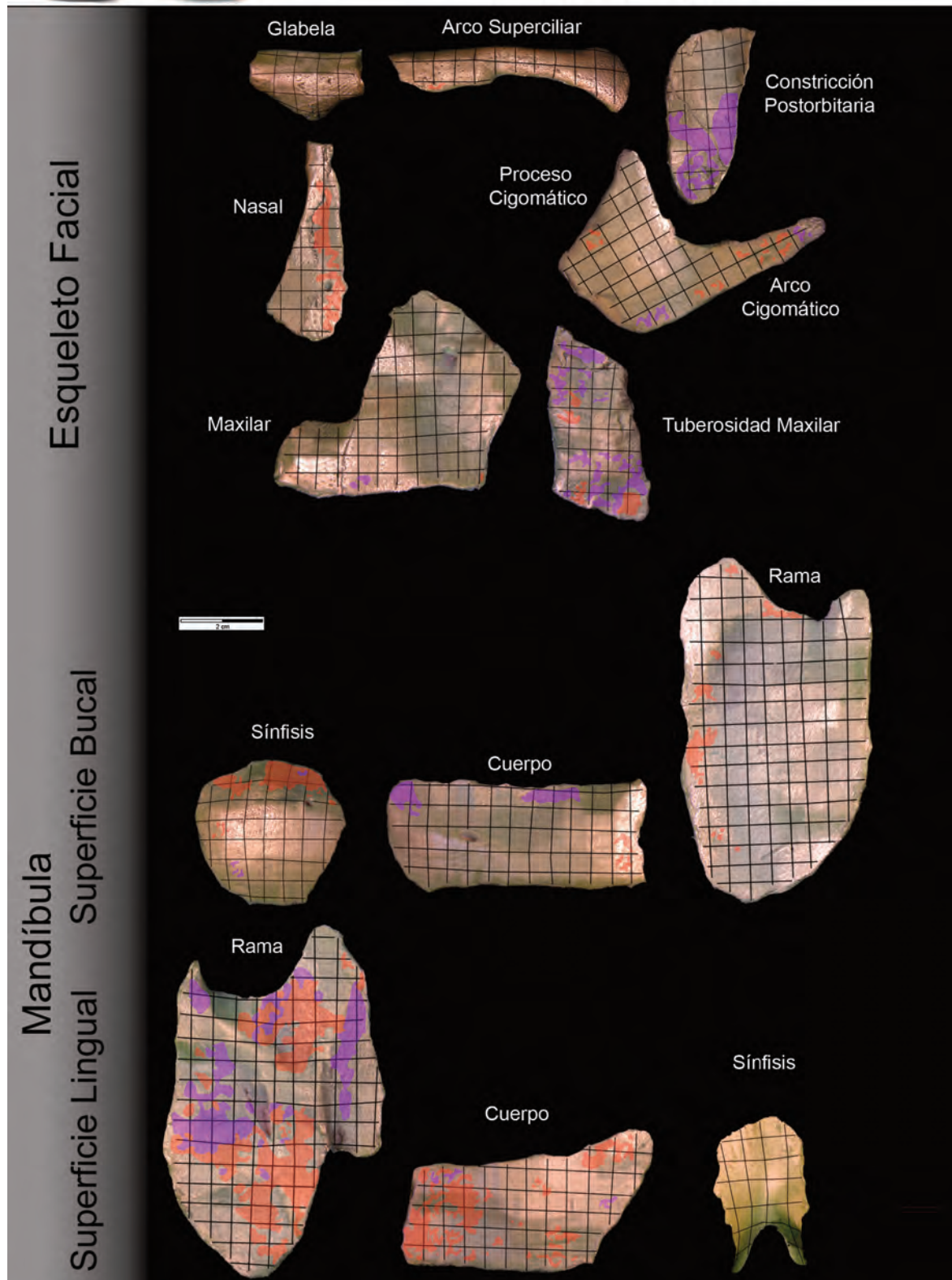
Región Sinfisaria - Superficie Labial: el componente alveolar se caracteriza por la presencia de áreas de formación de hueso que se distribuyen por la superficie comprendida entre los caninos en los individuos 1948-3-3-2 y 1951-9-27-3, desde el incisivo lateral derecho hasta el canino izquierdo en 1939-922, o a nivel de los incisivos central y lateral derechos, o a nivel del canino izquierdo en 48-435. El individuo 1951-9-27-3 presenta una pequeña área de reabsorción a nivel del incisivo lateral izquierdo, y el individuo 1939-934 no muestra áreas de actividad celular en el componente alveolar de la cara labial de la sínfisis. El componente basal del individuo 1948-3-3-2 conserva áreas de formación de hueso en una zona comprendida entre los incisivos laterales que se extiende desde la zona de contacto con el componente alveolar hasta la mitad de la región sinfisaria. Por debajo de la línea media de la sínfisis, se observan en el individuo 1948-3-3-2 áreas de formación que se extienden horizontalmente desde la línea sinfisaria hasta el canino derecho. El individuo 1939-934 conserva áreas de formación a nivel del incisivo lateral izquierdo que se extiende verticalmente desde la zona de contacto con el componente alveolar hasta la parte media de la sínfisis, un área a este nivel próximo al borde inferior de la sínfisis, y un pequeñas áreas en contacto con el borde inferior a nivel de la línea sinfisaria. También se observan áreas de deposición de pequeño tamaño en la zona de contacto con el componente basal a nivel del incisivo lateral derecho en el individuo 1939-922 y a nivel del canino derecho un poco separado de la zona de contacto entre los dos componentes en 1951-9-27-3. El componente basal de la sínfisis presenta áreas de reabsorción ósea en la zona de con-



Individuo: **1951-9-27-13** Edad: **Adulto** Sexo: **Hembra**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Izquierdo**



tacto con el componente alveolar a nivel del canino izquierdo en los individuos 48-435 y 1948-3-3-2 y a nivel del incisivo lateral derecho en 1948-3-3-2. En la zona media de la sínfisis se observan pequeñas áreas de reabsorción a nivel del canino y del incisivo lateral izquierdo en 1948-3-3-2 y a nivel del incisivo lateral derecho en 1939-934. En la zona próxima al borde inferior de la sínfisis, el individuo 1948-3-3-2 presenta un áreas de reabsorción que se extienden desde la línea sinfisaria hasta el canino izquierdo, un área próxima a la zona media de la sínfisis a nivel del canino derecho, y al mismo nivel un área próxima al borde inferior de la sínfisis. El individuo 1951-9-27-3 presenta una pequeña área de reabsorción a nivel del incisivo lateral izquierdo

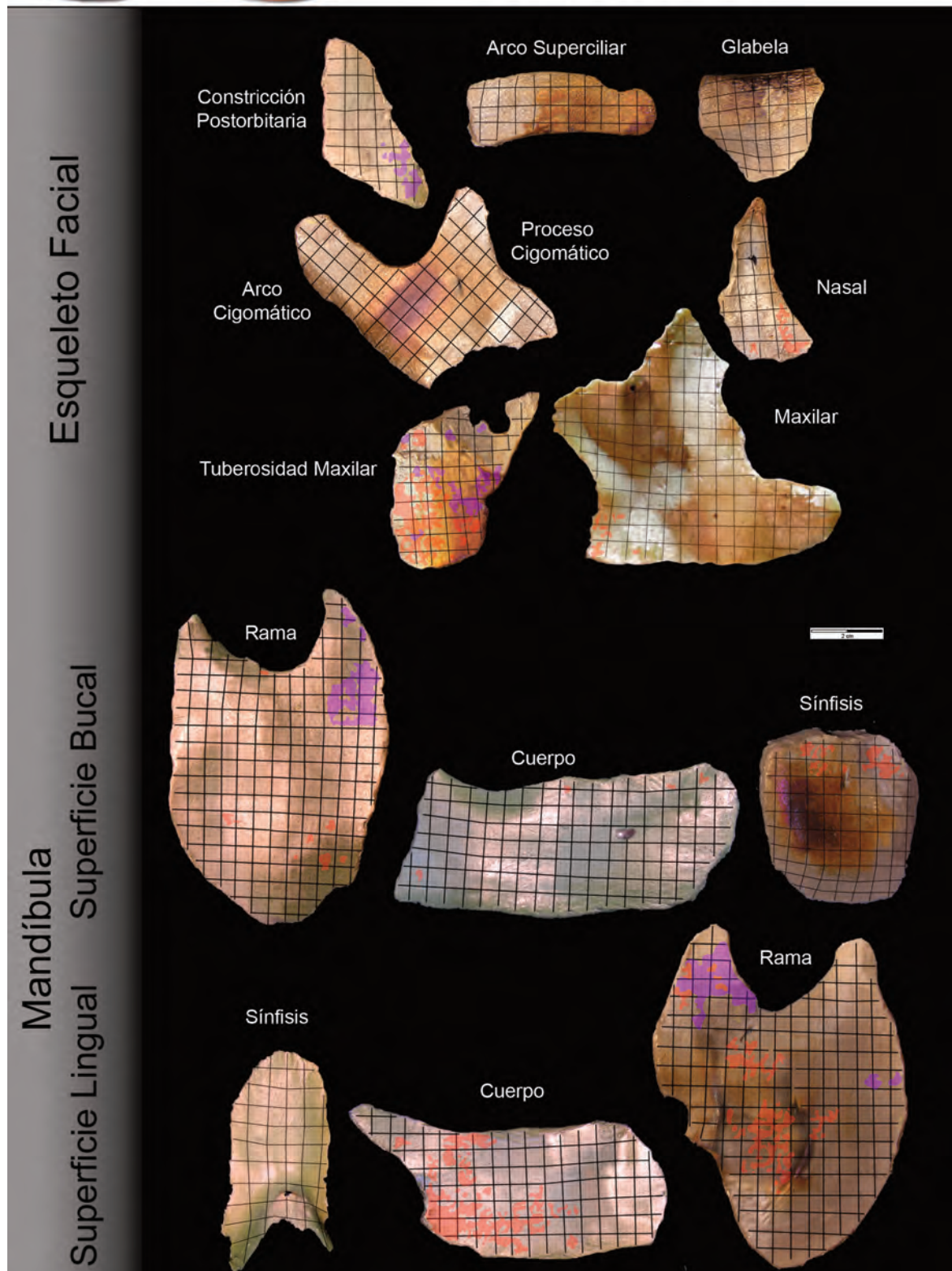
Región Sinfisaria - Superficie Lingual: la superficie lingual de la sínfisis conserva áreas de modelado óseo en los individuos 1939-922, 1948-3-3-2 y 1939-934, mientras que los individuos 48-435 y 1951-9-27-1 no conserva áreas de actividad celular en la cara lingual de la sínfisis. El componente alveolar muestra áreas de formación ósea por toda su superficie en el individuo 1939-934, desde la línea sinfisaria hasta el nivel del canino derecho en 1948-3-3-2, o una pequeña área a nivel del incisivo lateral izquierdo en 1939-922. El individuo 1948-3-3-2 es el único que presenta áreas de reabsorción ósea en este componente y se extienden desde la línea sinfisaria hasta el incisivo lateral izquierdo. En el componente basal se han identificado áreas de deposición de hueso que se extienden por la superficie de la plataforma simia. El individuo 1948-3-3-2 conserva áreas de formación que se extienden por la zona comprendida entre la línea sinfisaria y el canino derecho, desde la zona de contacto con el componente alveolar hasta el toro de la plataforma simia. A nivel del canino izquierdo se observan áreas de formación que se extienden verticalmente, desde la zona de contacto con el componente alveolar, pasando por plataforma simia hasta llegar al borde inferior de la sínfisis. Estas áreas de deposición a nivel de la región media de la sínfisis se extienden horizontalmente hasta contactar en la línea sinfisaria con las áreas de formación del hueso del lado derecho. En el caso del individuo 1939-934, la formación se extiende por la zona de contacto con el componente alveolar comprendida entre los dos caninos. Desde este área y a nivel del incisivo lateral derecho e izquierdo se prolonga verticalmente hasta llegar a la parte media de la sínfisis o un poco más abajo, respectivamente. En el individuo 1939-922 hay una pequeña área en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel del canino izquierdo, y al mismo nivel, pero en la plataforma simia un área de mayor tamaño. En cuanto a las áreas de reabsorción, en el componente basal se observan áreas de pequeño tamaño en la zona de contacto con el componente al-



Individuo: **48-435** Edad: **Adulto** Sexo: **Macho**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Derecho**



veolar en la zona de línea sinfisaria en los individuos 1939-922 y 1948-3-3-2 y un gran área a nivel del incisivo lateral izquierdo, que se extiende verticalmente desde la zona de contacto hasta la zona media de la sínfisis en 1948-3-3-2. En la zona situada por encima de la plataforma simia y a nivel del incisivo lateral izquierdo hay áreas de reabsorción en 1948-3-3-2 y 1939-934, y a nivel del canino izquierdo y situadas en el toro simiano dos pequeñas áreas en 1939-922. En el individuo 1948-3-3-2 se observan áreas de reabsorción a nivel del incisivo lateral derecho que se extienden desde la zona media de la sínfisis hasta la plataforma simia.

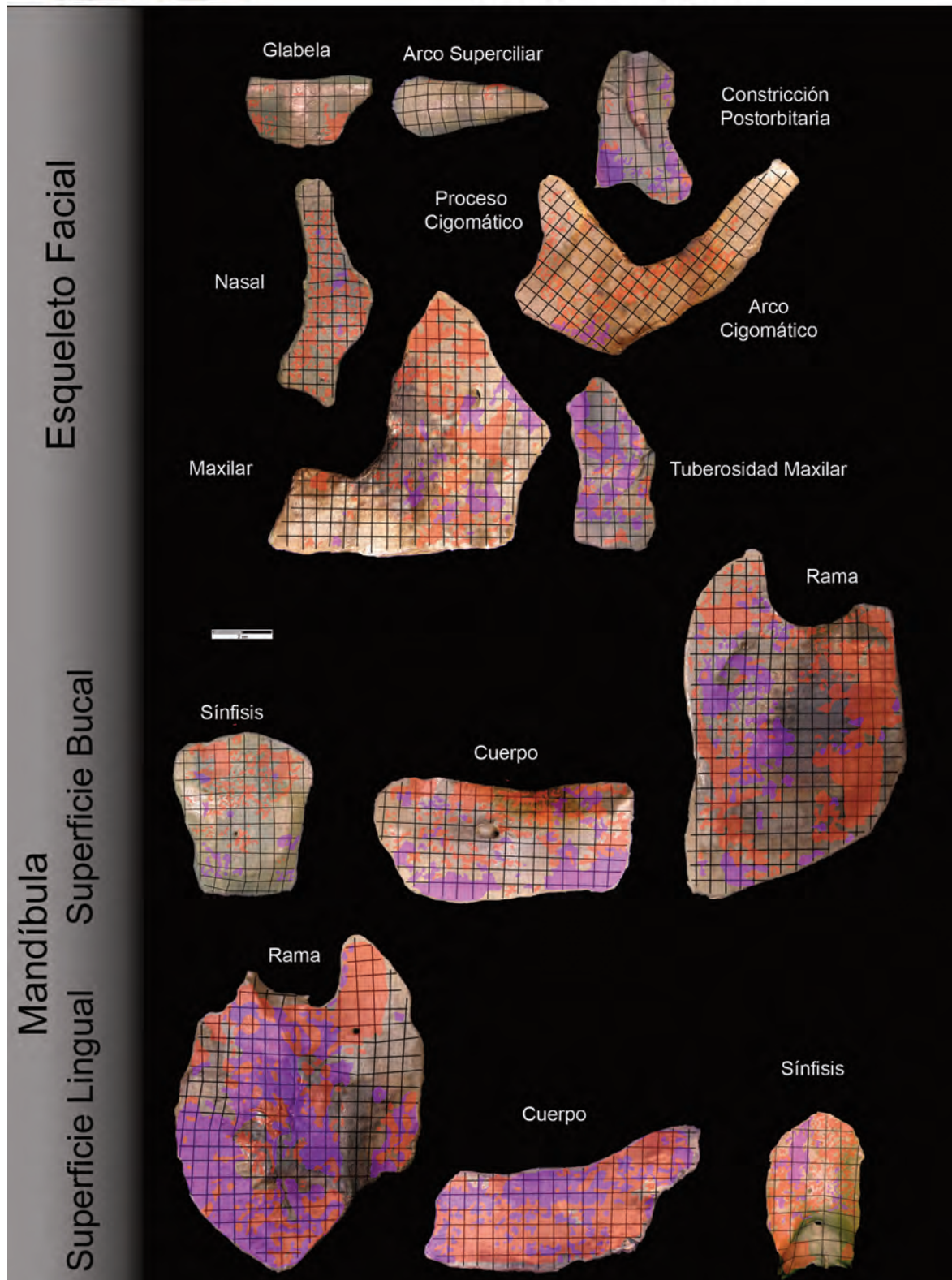
Cuerpo mandibular - Superficie bucal: todos los individuos conservan áreas de modelado óseo, excepto el individuo 1939-922 que no conserva áreas de crecimiento en la superficie bucal del cuerpo. En el componente alveolar, las áreas de formación de hueso se distribuyen por toda su superficie (desde el canino hasta el tercer molar) en el individuo 1948-3-3-2 o bien se observan pequeñas áreas localizadas a nivel del primer premolar y del tercer molar en 1939-934. El individuo 48-435 presenta tres áreas de pequeño tamaño localizadas una a nivel del canino, a nivel del primer premolar y otra a nivel del segundo premolar. Las áreas de reabsorción del componente basal se localizan a nivel del canino en los individuos 1951-9-27-13 y 1939-934, el primer premolar en 1939-934 y a nivel del segundo premolar en 1948-3-3-2 y 1951-9-27-13. El componente basal conserva áreas de formación de hueso que se distribuyen principalmente por la zona media del cuerpo. En el individuo 1948-3-3-2 se observan pequeñas áreas que se distribuyen por la zona de contacto con el componente alveolar comprendida entre el canino hasta y el primer premolar. Desde esta zona, las áreas se extienden verticalmente hasta alcanzar un gran área de reabsorción paralela al borde inferior del cuerpo, y a este nivel se prolongan horizontalmente hasta llegar a la zona inferior del foramen mentoniano. Entre la zona de contacto con el componente alveolar y el foramen mentoniano existe un área de formación que se extiende por la parte posterior del foramen y continúa hasta el segundo molar. A este nivel, las áreas de formación descienden hasta llegar al área de reabsorción paralela al borde inferior del cuerpo y se distribuyen por encima de este área hasta llegar al contacto de la rama mandibular. Además se conservan dos áreas a nivel del segundo molar, y un área a nivel del foramen mentoniano en la zona de contacto con la rama. El individuo 1939-934 presenta dos pequeñas áreas de formación, una en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel del primer molar, y otra en la protuberancia lateral a nivel del tercer molar. En la zona de contacto con la rama mandibular existe formación ósea que se extiende verticalmente desde el nivel del foramen mentoniano hasta una zona pró-



Individuo: **1948-3-3-2** Edad: **Adulto** Sexo: **Macho**

Colección: **Colección de Primates - NHM (Londres)**

Lado replicado: **Izquierdo**



xima al borde inferior del cuerpo en el individuo 1951-9-27-13 o bien se localiza en esta zona inferior en 48-435. Por otro lado, el individuo 1948-3-3-2 es el único que conserva áreas de reabsorción ósea en el componente basal. En este individuo se distinguen dos grandes áreas de reabsorción que se extienden por una zona que discurre paralela al borde inferior del cuerpo, desde el nivel del canino hasta el nivel del foramen mentoniano, y desde el segundo molar hasta la zona de contacto con la rama mandibular. Además, existen pequeñas áreas de reabsorción en la zona de contacto con el componente alveolar a nivel del canino y del primer premolar, a la altura del foramen mentoniano a nivel del primer premolar, en la parte posterior del foramen mentoniano, y a la altura del foramen mentoniano a nivel del segundo y tercer molar.

Cuerpo mandibular - Superficie lingual: el componente alveolar conserva áreas de formación de hueso a nivel del canino en los individuos 1939-922, 1948-3-3-2, 1951-9-27-13 y 1939-934, del primer premolar de 1948-3-3-2, 1951-9-27-13 y 1939-934, del segundo molar de 1939-922, 48-435, 1948-3-3-2 y 1939-934, y del tercer molar de 1939-922, 1948-3-3-2, 1951-9-27-13 y 1939-934. La actividad de reabsorción ósea del componente alveolar predomina en los individuos 1948-3-3-2 y 1939-934. El individuo 1948-3-3-2 presenta áreas de reabsorción por debajo del canino y un gran área que se extiende desde el nivel del segundo premolar hasta el nivel del segundo molar. En el individuo 1939-934, se conserva un área por debajo del primer premolar, un área por debajo del segundo premolar, un área continua desde el nivel del primer molar hasta el segundo molar que se extiende hacia la fosa sublingual y un área por debajo del tercer molar. El individuo 1939-922 presenta una área a nivel del primer molar y el individuo 1951-9-27-13 presenta dos áreas por debajo del tercer molar. El componente basal muestra en la fosa sublingual del individuo 1939-934 un área continua que ocupa toda su superficie, desde la sínfisis hasta el tercer molar. El individuo 1948-3-3-2 presenta un área de formación entre el componente alveolar y la línea milohioidea que abarca, desde el contacto con la región sinfisaria hasta el nivel del segundo premolar, y a partir de este punto se estrecha y discurre por la línea milohioidea hasta alcanzar el tercer molar. El individuo 1939-922 muestra áreas de formación de hueso que discurren por la zona de contacto del componente alveolar y basal desde el canino hasta el primer molar, descienden verticalmente hasta la línea milohioidea y continúa por la línea milohioidea hasta alcanzar el tercer molar. El individuo 48-435 presenta áreas de formación entre la zona de contacto con el componente alveolar y la línea milohioidea desde el canino hasta el primer premolar. La fosa submandibular se caracteriza por la presencia de áreas de forma-

ción de hueso. Los individuos 1939-934 y 1948-3-3-2 conservan un gran área de formación que ocupa toda la superficie de la fosa submandibular, desde el canino hasta el nivel del tercer molar. En el resto de los individuos se observan áreas de formación, que en el individuo 1951-9-27-13 se distribuyen en por un lado a nivel del primer molar y por otro lado desde el segundo molar hasta el contacto con la rama; en el individuo 48-435 se extiende desde el canino hasta el nivel del segundo molar, y en el individuo 1939-922 desde el primer molar hasta el segundo molar.

En cuanto a la actividad de reabsorción ósea, el individuo 1939-934 conserva en la zona de contacto con el componente alveolar dos áreas por debajo del primer molar y la extensión del área del componente alveolar que abarca desde el primer molar hasta el segundo molar. También se observan en la fosa sublingual pequeñas áreas de reabsorción, tres áreas por encima de la línea milohioidea a nivel del primer premolar y un área en la línea milohioidea a nivel del primer molar. En la fosa submandibular del individuo 1939-934, se observa un área por debajo de la línea milohioidea a nivel del tercer molar. En el individuo 1948-3-3-2 se observan pequeñas áreas de reabsorción que se extienden paralelas a la zona de contacto con el componente alveolar, desde el nivel del canino hasta el nivel del segundo premolar. A partir de este punto se observa la extensión del área de reabsorción del componente alveolar, desde el segundo premolar hasta el segundo molar, donde contacta con la línea milohioidea. En la línea milohioidea de este individuo se extienden pequeñas áreas de reabsorción por toda su longitud. En la fosa submandibular del individuo 1948-3-3-2 se conservan pequeñas áreas de reabsorción que se distribuyen paralelas al borde inferior del cuerpo, desde el nivel del segundo premolar hasta el nivel del primer molar; también se conservan áreas por debajo de la línea milohioidea a nivel del segundo molar y un gran área a nivel del tercer molar. En la zona de contacto con la rama mandibular presenta un área de reabsorción que se extiende verticalmente, desde el área situada por debajo del tercer molar hasta el borde inferior del cuerpo. El individuo 1939-922 presenta un área de reabsorción en la línea milohioidea a nivel del primer molar y el individuo 1951-9-27-13 un área en la fosa sublingual a nivel del primer premolar en el punto medio entre la línea de contacto con el componente alveolar y la línea milohioidea.

Rama mandibular - Superficie Bucal: la apófisis coronoides conserva áreas de formación de hueso en el ápice de la apófisis de los individuos 1939-922, 1948-3-3-2 y 1951-9-27-13, que en el individuo 1948-3-3-2 se extiende por todo la apófisis hasta el nivel de la escotadura sigmoidea. En el individuo 1939-934 se observan dos áreas en la apófisis a nivel de

la escotadura sigmoidea. Las áreas de formación se extienden por el borde anterior de la rama hasta su extremo inferior en el individuo 1948-3-3-2, mientras que en el individuo 1951-9-27-13 se observan tres áreas, dos áreas en la parte media del borde anterior y un área en el extremo inferior del borde. En los individuos 1948-3-3-2 y 1951-9-27-13 las áreas de formación se extienden por la parte posterior de la apófisis, que en el individuo 1948-3-3-2 ocupa toda la superficie de la fosa triangular. La parte posterior de la rama presenta en el individuo 1948-3-3-2 un gran área de formación de hueso que se extiende verticalmente y paralela al borde posterior de la rama desde el cuello del cóndilo hasta el gonion. En el individuo 1939-922 se observa una pequeña área a nivel del punto medio del borde anterior, un área a nivel del extremo inferior del borde anterior y áreas de formación en el borde del gonion, mientras que el individuo 48-435 conserva una pequeña área a nivel del extremo inferior del borde anterior de la rama. La zona de contacto con el cuerpo mandibular presenta áreas de formación de hueso que en el individuo 1948-3-3-2 se extiende como un área continua, desde el extremo inferior del borde anterior de la rama hasta el borde inferior de la rama. En los individuos 48-435 y 1951-9-27-13 se observan áreas de formación en la parte media de la zona de contacto, mientras que en el individuo 1939-922 se localiza en una zona próxima al borde inferior de la rama.

En cuanto a la actividad de reabsorción ósea, el individuo 48-435 conserva dos áreas en el ápice de la apófisis y un gran área de reabsorción en la parte media del borde anterior de la rama, mientras que en el individuo 1939-934 se observa un gran área que ocupa toda la superficie de la apófisis y una pequeña área en el extremo inferior del cuerpo. El individuo 1948-3-3-2 conserva, como en el individuo 48-435, un gran área de reabsorción en la parte media del borde anterior de la rama. Las áreas de reabsorción se extienden por la parte posterior de la apófisis hasta alcanzar la parte anterior de la fosa triangular en el individuo 1948-3-3-2 y cubren toda la superficie de la fosa triangular en el individuo 1939-934. El individuo 1939-934 presenta áreas de reabsorción en la parte posterior de la rama que se localizan en el cuello del cóndilo, en la parte superior de la fosa masetérica a nivel del punto medio del borde posterior de la rama, y áreas que se extienden por el borde de la región del gonion, desde el borde posterior hasta el nivel del punto medio de la escotadura sigmoidea. El individuo 1948-3-3-2 conserva áreas en el punto medio del borde posterior de la rama que se extienden hacia la fosa masetérica, un gran área en la mitad izquierda (próxima al cuerpo mandibular) de la fosa masetérica, y áreas en el borde de la región del gonion a nivel de la parte anterior del cuello del cóndilo. La zona de contacto con el cuerpo

mandibular presenta áreas de reabsorción que se localizan en el borde inferior de la rama del individuo 1948-3-3-2, mientras que en el individuo 1939-934 se localiza en la parte media de esta zona.

Rama mandibular - Superficie Lingual: la región comprendida entre el borde anterior de la rama y la cresta endocoronoidea conserva áreas de formación de hueso en la parte superior de los individuos 1939-922 y 48-435, en la parte central del individuo 1939-922 y en la mitad inferior de 1948-3-3-2. La apófisis coronoides muestra en el individuo 1948-3-3-2 áreas de formación que cubre toda su superficie, en los individuos 1939-922 y 48-435 en la parte superior de la apófisis, y en 1951-9-27-13 en la parte inferior de la apófisis. El área de formación de hueso se extiende en los individuos 1948-3-3-2 y 1951-9-27-13 por el toro triangular, mientras que en los individuos 48-435 y 1939-934 se observan áreas aisladas en la base del toro triangular. La base del cuello del cóndilo presenta en los individuos 1939-922 y 1948-3-3-2 áreas de formación a modo de collar desde la cresta endocondílea hasta el borde posterior de la rama, mientras que el individuo 1939-934 muestra un área próxima al borde posterior. La región del canal del foramen mandibular del individuo 1939-934 conserva áreas de formación a nivel de la escotadura sigmoidea y en contacto con el foramen, mientras que el individuo presenta áreas de formación distribuidas en esta región desde la base del cuello del cóndilo hasta el foramen. Asimismo, los individuos 48-435 y 1939-934 muestran un área de formación de hueso por detrás del foramen mandibular y en el individuo 1939-922 áreas de formación que discurren por debajo del canal del foramen mandibular, que se extienden desde la base del cuello del cóndilo hasta el nivel del borde inferior del foramen. La región comprendida entre el borde posterior de la rama y el foramen mandibular desde el cuello del cóndilo hasta el ángulo de la mandíbula presenta áreas de formación de hueso en los individuos 1948-3-3-2 y 1951-9-27-13. El borde del gonion del individuo 1939-922 presenta un área de formación ósea entre el ángulo de la mandíbula y la zona de contacto con el cuerpo mandibular, desde donde asciende hasta alcanzar el punto medio del cuerpo mandibular. El individuo 1951-9-27-13 presenta un área de formación que se extiende horizontalmente desde el borde posterior de la rama hasta la parte inferior del foramen mandibular y un gran área que discurre paralela ocupando la zona comprendida entre el surco milohioideo y el límite que discurre entre el punto medio del campo horizontal y el punto medio del borde inferior de la rama. En el individuo 1948-3-3-2 se observan pequeñas áreas de formación por la región del gonion. La zona de contacto con el cuerpo, comprendida entre la parte anterior del foramen mandibular y el extremo inferior del surco

milohioideo presenta un gran área de formación en el individuo 1951-9-27-13, en el individuo 48-435 se observa un gran área de formación en la zona comprendida entre el foramen mandibular y el punto medio del cuerpo mandibular desde la cresta endocoronoidea hasta el foramen, y en el individuo 1948-3-3-2 se observan áreas dispersas por esta región.

En la superficie lingual de la rama se conservan áreas de reabsorción en la región comprendida entre el borde anterior de la rama y la cresta endocoronoidea. Estas áreas se localizan en la parte superior de esta región en los individuos 48-435, 1948-3-3-2 y 1939-934. En el individuo 1948-3-3-2 se observan áreas de reabsorción en la mitad inferior de esta zona que se mezclan con las áreas de formación. El individuo 1951-9-27-13 conserva un área alargada que discurre por una zona paralela a la cresta endocoronoidea desde la parte superior hasta el extremo inferior. La apófisis coronoides, posterior a la cresta endocoronoidea, muestra áreas de reabsorción desde el ápice hasta el nivel del punto inferior de la escotadura sigmoidea en el individuo 48-435, un área en el ápice de la apófisis en el individuo 1939-934, áreas que se extienden por el borde posterior de la apófisis, desde el ápice hasta la escotadura sigmoidea en el individuo 1948-3-3-2 y áreas que se extienden desde la mitad del borde posterior de la apófisis hasta la escotadura sigmoidea en el individuo 1951-9-27-13. En los individuos 1948-3-3-2 y 1951-9-27-13 estas áreas de reabsorción se extienden verticalmente desde la escotadura sigmoidea hasta alcanzar la cresta endocondílea. El cóndilo de los individuos 1951-9-27-13 y 1939-934 presenta un área de reabsorción, desde el borde anterior del cóndilo hasta la cresta endocoronoidea, mientras que el individuo 1948-3-3-2 muestra un gran área de reabsorción que se extiende por la superficie del canal del foramen mandibular desde la parte central del cuello del cóndilo hasta el foramen. La región comprendida entre el borde posterior de la rama y el foramen mandibular presenta un gran área de reabsorción que se extiende desde la base del cuello del cóndilo hasta el nivel del borde inferior del foramen en el individuo 1951-9-27-13, y un área que se extiende desde el nivel del punto medio del borde anterior de la rama hasta el punto medio del borde inferior de la rama ocupando la región del gonion en el individuo 1948-3-3-2. El individuo 48-435 conserva dos áreas en el punto medio del borde posterior de la rama y el individuo 1939-934 muestra un área entre el foramen y el borde posterior a nivel del extremo superior del cuerpo mandibular. En el individuo 1948-3-3-2 se observa en la zona de contacto con el cuerpo áreas de reabsorción, desde el extremo inferior del borde anterior de la rama hasta el borde inferior de la rama, y un área en la línula del foramen. El individuo 1951-9-27-13 presenta dos áreas en la línula del foramen mandibular.

2. Patrón de modelado óseo común y variabilidad

El esqueleto facial de los individuos inmaduros de *Gorilla gorilla* (Figura 5.46) presenta un patrón de modelado óseo caracterizado por las superficies de formación de hueso que cubren prácticamente toda la cara del individuo. El patrón de modelado común muestra un campo de reabsorción ósea en el componente alveolar que se extiende entre los caninos y que a nivel de la línea sinfisaria se prolonga hasta alcanzar un área próxima al borde inferior del orificio nasal y pequeños campos de reabsorción a nivel de los premolares. Asimismo, se observa un campo de reabsorción a nivel del canino y del borde inferior del orificio nasal y un campo en la sutura cigomáticomaxilar próximo al borde inferior del hueso cigomático.

El patrón de modelado óseo común de los gorilas adultos (Figura 5.47) muestra campos de formación ósea por toda la superficie del esqueleto facial. En cuanto a la actividad de reabsorción, se observa un campo alargado por debajo del foramen infraorbitario que desciende diagonalmente hasta alcanzar el nivel del canino, un campo entre la sutura cigomáticomaxilar a nivel del primer molar y la zona de contacto con el componente alveolar a nivel del primer premolar y un campo en la sutura cigomáticomaxilar desde el borde inferior del hueso cigomático hasta el borde inferior del foramen infraorbitario. También en el esqueleto facial se observa un campo de reabsorción en la mitad inferior del borde orbitario próximo al hueso nasal. En el componente alveolar se observan campos de reabsorción entre los incisivos centrales y un campo por encima del canino.

El esqueleto facial de los individuos inmaduros y adultos se caracteriza por los campos de formación de hueso que cubren prácticamente toda la superficie. Las diferencias entre los dos grupos de edad de *G. gorilla* se observan en los campos de reabsorción ósea cuya extensión y número es mayor en los individuos adultos que en los inmaduros. Los individuos inmaduros presentan un campo que se localiza en la sutura cigomaticomaxilar próximo al borde inferior del hueso cigomático y un campo a nivel del canino y del borde inferior del orificio nasal. Los individuos adultos también presentan estos campos de reabsorción pero su extensión es mayor, de modo que el campo de la sutura cigomaticomaxilar alcanza el nivel del foramen y el campo situado a nivel del canino se extiende hacia el foramen infraorbitario. Asimismo, el PMOc adulto muestra un campo en el ángulo inferior del maxilar que puede relacionarse con el crecimiento que acentúa dicho ángulo. El componente alveolar del ma-

Esqueleto Facial: Patrón de Modelado Óseo Común

Esqueleto Facial: Inmaduros vs. Adultos

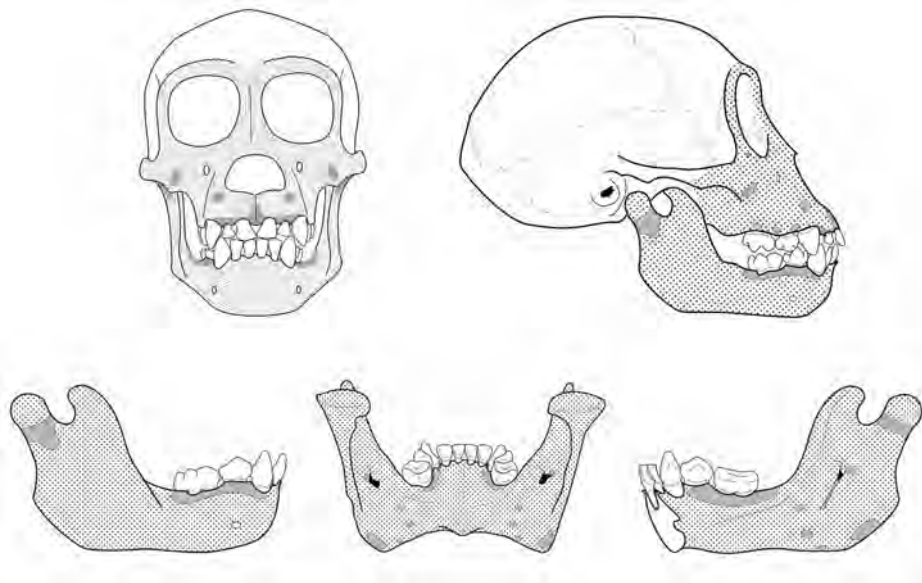


Figura 5.46. Patrón de modelado óseo común de los ejemplares inmaduros de *Gorilla gorilla*.

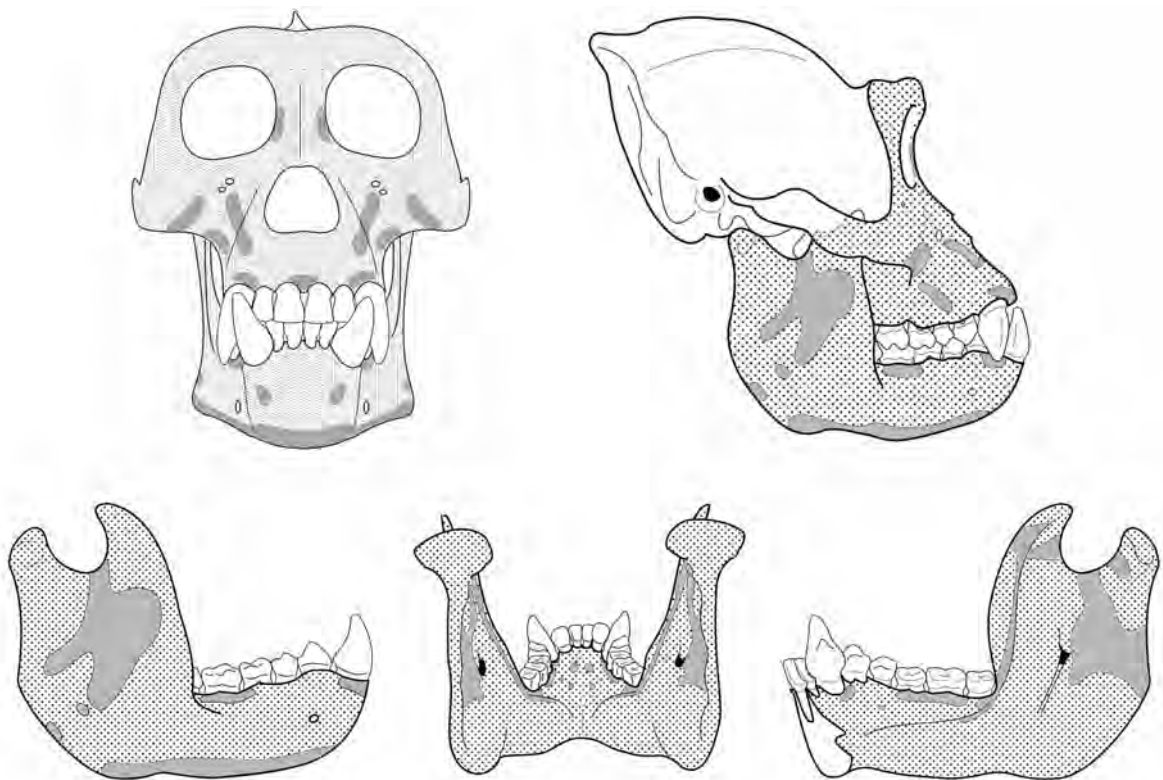


Figura 5.47. Patrón de modelado óseo común de los ejemplares adultos de *Gorilla gorilla*.

xilar presenta campos de reabsorción en los dos grupos de edad, sin embargo los individuos inmaduros muestran un campo continuo entre los caninos y pequeños campos en la región premolar y los individuos adultos muestra pequeños campos entre los incisivos centrales y los caninos.

Los patrones de modelado óseo obtenidos para cada individuo de la especie *G. gorilla* presentan cierta variabilidad respecto al patrón de modelado óseo común de la especie obtenido en esta tesis. La comparación de los patrones individuales con el PMOc de los gorilas inmaduros muestra que la región superior del esqueleto facial se caracteriza en todos los individuos por la formación de hueso, excepto en los individuos inmaduros 1857-11-2-2 (inmaduro, macho; Lámina V.32) y el 61-7-29-8 (inmaduro, hembra; Lámina V.30) que muestran un campo de reabsorción en la apófisis frontal del maxilar y en el hueso nasal en la zona de contacto con la sutura frontomaxilar y frontonasal, respectivamente. También encontramos diferencias en el individuo adulto 1948-3-3-2 (adulto, macho; Lámina V.40) que presenta un campo de reabsorción próximo a la sutura frontonasal y en la apófisis frontal del hueso maxilar. El hueso cigomático muestra en el individuo 1939-937 (inmaduro, indet.; Lámina V.35) la extensión del campo de reabsorción de la sutura cigomáticomaxilar por el borde inferior hasta alcanzar la apófisis temporal y un campo en la sutura temporocigomática, mientras que en el individuo 1864-12-1-3 (inmaduro, indet.; Lámina V.33) se observa un campo en la parte inferior del foramen cigomático y próximo a la sutura cigomáticomaxilar. En el caso de los adultos el individuo 1951-9-27-13 (adulto, hembra; Lámina V.38) presenta un campo de reabsorción próximo a la sutura temporocigomática.

Esqueleto Facial: Variabilidad

El PMOc de la mandíbula de los individuos inmaduros y adultos de *Gorilla gorilla* se muestra en la Figura 5.46 y Figura 5.47. En lo que respecta a los individuos inmaduros se observa que tanto la superficie labial como la superficie lingual de la región sinfisaria presentan exclusivamente campos de formación de hueso. Del mismo modo, la superficie bucal y la superficie lingual del cuerpo mandibular se caracteriza por el predominio de la formación ósea. Asimismo, se observa en ambos lados del componente alveolar del cuerpo mandibular un campo de reabsorción que se extiende desde el canino hasta el primer molar en el lado bucal y desde el primer premolar hasta el segundo molar en el lado lingual. La rama mandibular presenta la superficie bucal y lingual cubierta por campos de formación de hueso, excepto en el cuello del cóndilo donde se observa un campo de reabsorción que se extiende desde el borde anterior hasta

Mandíbula: Patrón de Modelado Óseo Común

el borde posterior y que se prolonga por la cresta endocondílea hasta el punto medio del borde anterior de la rama. Asimismo, la superficie lingual presenta un campo de reabsorción en el gonion, un campo en el canal del foramen mandibular y tres pequeños campos en la zona de contacto con el cuerpo, dos en la parte media y uno en contacto con el borde inferior de la rama.

El PMOc de la mandíbula de los gorilas adultos muestra en la superficie labial de la región sínfisaria campos de formación de hueso que cubren prácticamente toda la sínfisis. Destacan dos campos de reabsorción, cada uno localizado en el punto medio entre el borde superior e inferior de la sínfisis a nivel del canino, y un campo a lo largo del borde inferior de la sínfisis y que continúa por el cuerpo mandibular. La superficie lingual de la sínfisis presenta campos de formación ósea, dos campos de reabsorción cada uno localizado por debajo de los incisivos centrales y próximos a la zona de contacto del componente alveolar y basal, y otros dos campos de reabsorción cada uno por debajo del canino a la altura del borde superior de la fosa geni. En el cuerpo mandibular, la superficie bucal muestra la extensión del campo de formación ósea desde la sínfisis hasta la rama, así como un campo de reabsorción en el borde inferior procedente de la sínfisis. El componente alveolar presenta un campo de reabsorción por debajo del canino y un campo por debajo del segundo molar. La superficie lingual se caracteriza por los campos de formación que se extienden por todo el cuerpo. Además, el componente alveolar presenta un campo de reabsorción por debajo del canino, un campo por debajo del primer y segundo molar, un campo por debajo del tercer molar que se extiende hacia la línea milohoi-dea y un campo en la zona de contacto del componente alveolar con el basal por debajo del segundo premolar. En cuanto a la rama mandibular, la superficie bucal muestra la extensión del campo de formación desde el cuerpo. Destaca en esta región un gran campo de reabsorción ósea que se extiende desde la escotadura sigmoidea, cubriendo la parte anterior de la fosa triangular, hasta la parte superior de la fosa masetérica, donde se ensancha hacia el borde anterior de la rama y desciende diagonalmente hacia la región del gonion. Asimismo, se observan dos campos de formación uno a nivel de la escotadura sigmoidea próximo al borde del gonion y otro campo en contacto con el borde del gonion a la altura del foramen mentoniano y la continuación del campo del borde inferior del cuerpo hasta el punto medio del borde inferior de la rama. La parte lingual se caracteriza por los campos de formación de hueso que cubre casi toda la superficie. En cuanto a la reabsorción ósea, se observa la continuación del campo de reabsorción del cuerpo mandibular situado por debajo del tercer molar por la cresta endocoronoidea hasta alcanzar la punta de la apófisis coronoides.

Asimismo, se observa un campo en la parte anterior del cuello del cóndilo y un campo que se extiende verticalmente desde la escotadura mandibular hasta la parte posterior del foramen mandibular y desde aquí hasta el borde posterior de la rama.

La región sinfisaria de los gorilas inmaduros presentan la superficie labial y lingual cubierta por campos de formación, mientras que los adultos muestran en la superficie labial un campo de reabsorción en la parte media de la sínfisis a nivel de los caninos y un campo en el borde basal de la sínfisis y en la superficie lingual pequeños campos de reabsorción por encima de la fosa geni.

El cuerpo mandibular del individuo inmaduro presenta en la superficie bucal del componente basal campos de formación de hueso, mientras que en el PMOc adulto se observa también un campo de reabsorción en el borde inferior desde la sínfisis hasta la rama. Asimismo, la superficie lingual presenta en los dos grupos de edad campos de formación por toda la superficie.

La rama mandibular muestra un PMOc que varía notablemente entre inmaduros y adultos. Los gorilas inmaduros muestran la superficie labial y lingual cubierta por campos de formación de hueso y destaca la presencia de un campo de reabsorción alrededor del cuello del cóndilo y un campo en la superficie lingual del gonion. En el caso de los individuos adultos, la superficie bucal presenta un campo de reabsorción en su parte central y en el borde inferior, mientras que la superficie lingual muestra reabsorción en la cresta endocoronoidea y apófisis coronoides, un campo en el cuello del cóndilo y un campo en la mitad superior de la rama.

Región sinfisaria: la superficie labial y lingual de esta región mandibular presentan más variabilidad respecto del PMOc en los gorilas adultos que en los inmaduros. Los individuos inmaduros no muestran variabilidad en la superficie labial y en la superficie lingual la variabilidad de la sínfisis consiste en la presencia de campos de reabsorción ósea en el componente alveolar del individuo 1857-11-2-2 (inmaduro, femenino; Lámina V.32) y dos pequeños campos próximos a la fosa geni a nivel del incisivo lateral derecho en el espécimen 1864-12-1-3 (inmaduro, indet.; Lámina V.33). En el caso de los gorilas adultos, la variabilidad en la superficie labial consiste en la presencia de un pequeño campo de reabsorción ósea en el componente alveolar debajo del incisivo lateral izquierdo en el espécimen 1951-9-27-13 (adulto, hembra; Lámina V.38) y campos de reab-

Mandíbula: **Inmaduros vs. Adultos**

Mandíbula: **Variabilidad**

sorción en la zona de contacto entre el componente alveolar y el componente basal a nivel de los incisivos laterales en el espécimen 1948-3-3-2 (adulto, hembra; Lámina V.40). En cuanto a la superficie lingual, destaca en el individuo 1948-3-3-2 la gran extensión del campo de reabsorción que se extiende verticalmente a nivel del incisivo lateral y canino izquierdo desde el componente alveolar hasta la fosa geni y un grupo de pequeños campos de reabsorción en el lado derecho de dicha fosa.

Cuerpo mandibular: la variabilidad encontrada en esta región es muy baja. Por un lado, el patrón de la superficie bucal de los gorilas inmaduros varía únicamente en el individuo 61-7-29-8 (inmaduro, hembra; Lámina V.30) que muestra campos de formación ósea en el componente alveolar, mientras que entre los adultos se observa variación en el individuo 1948-3-3-2 que presenta pequeños campos de reabsorción ósea en la región anterior al foramen mentoniano y en la región posterior a nivel del segundo y tercer molar desde el componente alveolar hasta el borde inferior. En el caso de la superficie lingual el espécimen adulto 1939-922 (adulto, hembra; Lámina V.36) presenta un pequeño campo de reabsorción en la línea milohioidea a nivel del segundo molar.

Rama mandibular: la variación observada en la superficie bucal de los individuos inmaduros consiste en la presencia de un pequeño campo en la región del gonion del espécimen 1939-961 (inmaduro, indet.; Lámina V.34) y de forma destacada en la presencia de campos de formación ósea en la región de la apófisis coronoides en los especímenes 61-7-29-8 (inmaduro, hembra; Lámina V.30) y 1864-12-1-3. En el caso de los gorilas adultos 48-435 (adulto, macho; Lámina V.39) y 1939-934 (adulto, hembra; Lámina V.37) se observa un campo de reabsorción ósea en la apófisis coronoides y en el espécimen 1939-934 además campos de reabsorción en el cuello del cóndilo y en la zona de contacto con el cuerpo mandibular. La superficie lingual de la rama es la región que presenta mayor variación respecto del PMOc. De este modo, observamos que los gorilas inmaduros muestran campos de reabsorción próximos a la base del cuello en los especímenes 1857-11-2-2 y 61-7-29-4 (inmaduro, hembra; Lámina V.31), campos de reabsorción en la zona de contacto con el cuerpo en el espécimen 61-7-29-4 y un pequeño campo en la escotadura sigmoidea en el individuo 1939-937 (inmaduro, indet.; Lámina V.35). En el caso de los gorilas adultos se observa campos de formación ósea en la parte posterior del foramen mandibular en el espécimen 1939-922. La variación más destacable se observa en el individuo 1948-3-3-2 donde los campos de reabsorción se extienden por toda la región del gonion, por la zona de contacto con el cuerpo mandibular y por la región del canal del foramen mandibular.

3. Interpretación de los patrones de modelado óseo.

En esta tesis se muestra por primera vez el patrón de modelado óseo del esqueleto facial y de la mandíbula característico de *Gorilla gorilla*. Este patrón indica un vector principal de crecimiento anterior e inferior de la cara en el desarrollo de los gorilas y que se relaciona con el prognatismo facial de los gorilas (Figura 5.48), coincidiendo con la interpretación de los patrones de las especies *Macaca mulatta*, *Macaca fascicularis* y *Cercocebus atys* (Enlow, 1966a; 1982; O'Higgins *et al*, 1991; Wealthall, 2002) y *Pan troglodytes*. Del mismo modo, la interpretación de nuestros datos histológicos coincide con el vector anteroinferior obtenido mediante la superposición de los perfiles de una muestra ontogenética de cráneos de gorila orientados según la línea paralela al plano de Frankfort (Krogman, 1931b) y con la interpretación obtenida mediante la orientación de los cráneos de gorila según el eje horizontal vestibular (Delattre & Fenart, 1960).

Esqueleto Facial

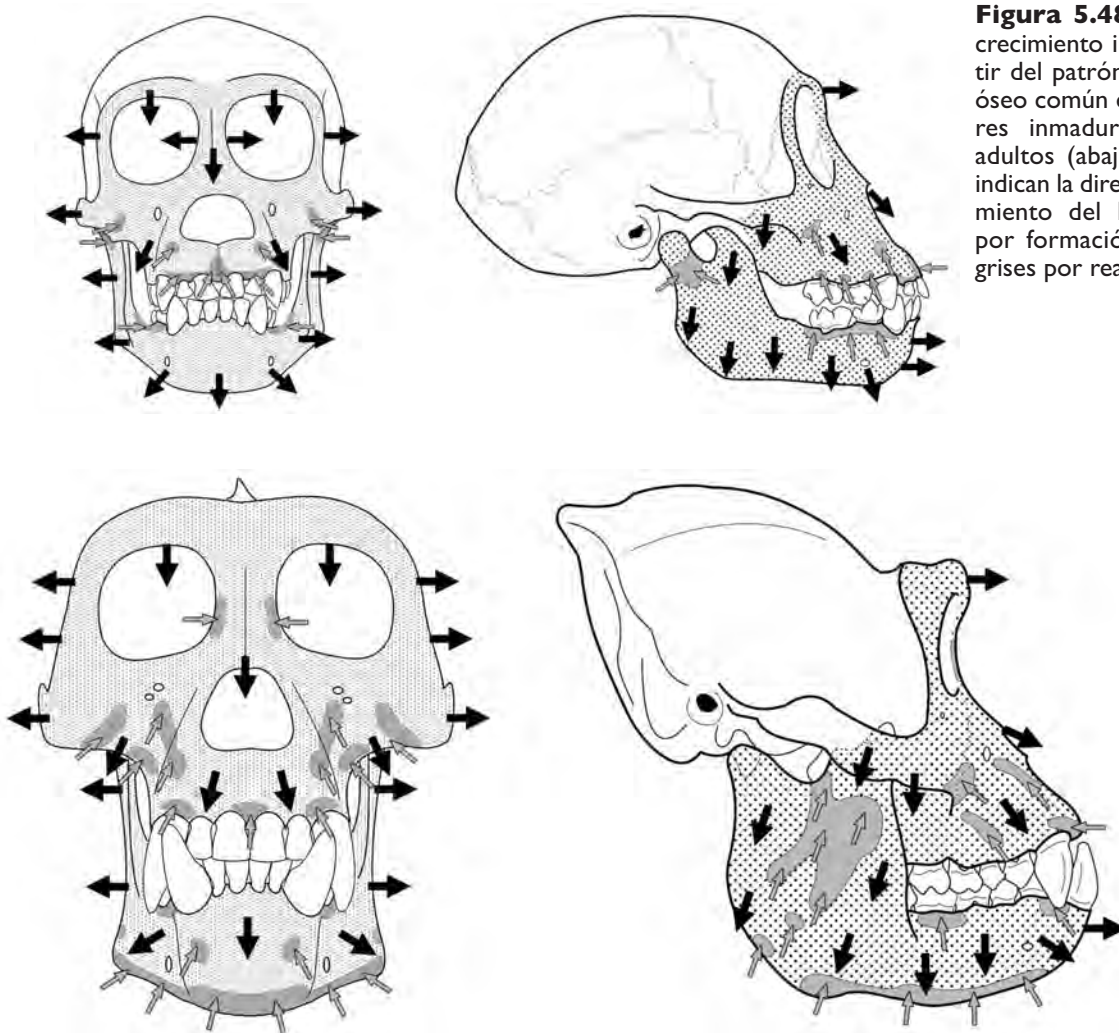


Figura 5.48. Vectores de crecimiento inferidos a partir del patrón de modelado óseo común de los ejemplares inmaduros (arriba) y adultos (abajo). Las flechas indican la dirección de crecimiento del hueso (negras por formación de hueso y grises por reabsorción).

Las diferencias entre los dos grupos de edad de *G. gorilla* radican en los campos de reabsorción ósea cuya extensión y número es mayor en los individuos adultos que en los inmaduros. Estos campos de reabsorción indican que durante la ontogenia del gorila se acentúa esta región del morro al tiempo que la parte inferior del hueso cigomático crece posteriormente. El patrón de modelado óseo del esqueleto facial de *Gorilla gorilla* es muy similar al patrón de *Pan troglodytes* y en muchos casos la interpretación que hemos realizado es análoga en las dos especies. En estos casos haremos referencia a la explicación detallada realizada en *P. troglodytes* y recordaremos brevemente la información correspondiente. Al igual que en *P. troglodytes*, las regiones en que hemos dividido el esqueleto facial de los gorilas corresponden a las regiones que han sido estudiadas en detalle dentro del campo de la antropología dado la información que proporciona para comprender los procesos de crecimiento en la morfología de la cara: región superior, región de la cara media y la región inferior de la cara (Aiello & Dean, 1990).



Figura 5.49. Seno frontal (en negro) en *Gorilla gorilla*.

Uno de los aspectos más interesantes de la región superior de la cara del gorila es el prominente toro supraorbitario, mucho más desarrollado que el del chimpancé y con un marcado dimorfismo sexual. Esta región, tanto en los gorilas inmaduros como en los adultos, presenta campos de formación de hueso que indican su crecimiento anterior. Sin embargo, el estudio de la serie ontogenética muestra que la morfología del toro supraorbitario de los gorilas difiere entre los dos grupos de edad: en los individuos adultos esta región es más robusta y prominente mientras que en los individuos inmaduros apenas sobresale. El aumento de tamaño tan destacado en los individuos adultos y más aún en los machos podría tener relación con las distintas tasas de formación ósea en las dos tablas del hueso frontal. De este modo, la tabla interna –relacionada con el crecimiento del cerebro (Moss, 1960; Moss & Young, 1960; Duterloo & Enlow, 1970; Enlow, 1982; Friede, 1981)– y la tabla externa –relacionada con el esqueleto facial (Moss & Young 1960; Lieberman, 2000)– presentan diferente velocidad de crecimiento en sentido anterior a nivel del toro supraorbitario dando lugar al seno frontal (Figura 5.49) (Duterloo & Enlow, 1970; Enlow, 1982; Enlow & Hans, 1996; Lieberman, 2000). Si tenemos en cuenta que la proyección de la cara superior en los gorilas se hace más notable cuando ha emergido el primer molar (May & Sheffer, 1999), podríamos explicar las diferentes morfologías del toro supraorbitario por un crecimiento diferencial más notable a partir de esta etapa del desarrollo, consistente en las diferentes tasas de formación de hueso entre la tabla externa y la tabla interna de manera que un aumento de la formación de hueso en el periostio de la tabla externa del hueso frontal. Las hipótesis planteadas para explicar el desarrollo del

toro supraorbitario se han discutido con detalle al tratar esta región en *Pan troglodytes* y que aquí se exponen brevemente destacando las particularidades de la especie *Gorilla gorilla*. En la actualidad se plantean dos hipótesis relacionadas con aspectos del esqueleto facial para explicar el desarrollo del toro supraorbitario: respuesta a la masticación o consecuencia del desarrollo del esqueleto facial que daría un toro supraorbitario más robusto. A pesar de esta dicotomía, el estudio de Ravosa (1988) muestra que la morfología del toro supraorbitario no se explica exclusivamente por uno de estos modelos sino que subyacen más de un factor (Ravosa, 1988; Lieberman, 2000). Como hemos comentado en el caso de *Pan troglodytes* con respecto al modelo biomecánico, los experimentos realizados en *Papio* (babuinos), *Macaca* y *Alouatta* indican que la tensión generada por las fuerzas de masticación a través de la región supraorbitaria son insuficientes para inducir la formación ósea (Endo, 1966; Ravosa, 1988; Frost, 1986; 1987; Hylander *et al.*, 1991a; b; Hylander & Johnson, 1992; Ross & Hylander, 1996; Martín *et al.*, 1998). Por el contrario, el modelo espacial hace referencia a la relación espacial entre la órbita y el neurocráneo, de modo que el aumento de la separación de los componentes orbitales y neurales resultan en un incremento del tamaño del toro supraorbitario (Moss & Young 1960; Ravosa, 1988). En el gorila este desplazamiento es debido al plegamiento (*kyphosis*) del esplanocráneo en relación al neurocráneo, llevando la cara y la órbita hacia abajo y hacia delante desde el cráneo neural. Como consecuencia de la separación entre el cráneo y la órbita se forma en el gorila un toro supraorbitario (Moss & Young 1960; Ravosa, 1988). Recientemente se han analizado los cambios en el crecimiento de la posición de la parte superior de la cara respecto a la base del cráneo de *Gorilla gorilla*, de *Pan troglodytes* y de *Homo sapiens* (May & Sheffer, 1999). Dicho estudio analiza tanto la proyección como la posición vertical de la parte superior facial tomando como referencia los puntos nasion y glabella y el extremo final de la placa cribiforme. Los resultados muestran que los gorilas presentan la mayor proyección de la parte superior de la cara de las tres especies analizadas y que esta mayor proyección destaca a partir de la erupción del primer molar permanente. Asimismo, en este estudio May y Sheffer (1999) concluyen que la diferente posición de la parte superior del esqueleto facial de *Gorilla* y *Pan* se debe fundamentalmente a las diferencias del tamaño del esqueleto facial y que la proyección de la parte superior de la cara en los gorilas estaría fuertemente influenciada por el grosor del hueso frontal (May & Sheffer, 1999). Por último, como hemos comentado en *Pan troglodytes*, la relación del crecimiento anteroposterior de la parte superior de la cara con la fosa craneal anterior y la base anterior del cráneo tienen un importante componente alométrico (Shea, 1983; 1985; Ravosa, 1991; Vinyard & Smith, 1997). Por

un lado, los primates con el cráneo de tamaño grande tienen mayor proyección facial y por lo tanto un toro supraorbitario más largo. Por otro lado, el tamaño del toro supraorbitario depende del tamaño de la cara, en cuyo caso los primates con caras largas en relación al tamaño craneal tienen proporcionalmente mayor proyección facial y por tanto un toro supraorbitario más largo (Lieberman, 2000).

La constricción postorbitaria muestra entre los dos grupos de edad un cambio en la distribución de los campos crecimiento óseo por la superficie de la región replicada que incluye la zona de contacto del hueso frontal, el hueso cigomático y el hueso esfenoides (ala mayor). A partir de estos datos y basándonos en los estudios realizados en *Macaca mulatta* y en *Homo sapiens* (Duterloo & Enlow, 1970; Enlow, 1982) inferimos las pautas de crecimiento de esta región. Los gorilas inmaduros presentan campos de formación ósea por toda la superficie que estarían relacionados con la expansión del cráneo mediante formación de hueso en las suturas frontocigomática, esfenocigomática y esfenofrontal. En este patrón se observa también un campo de reabsorción en el hueso frontal a nivel del arco superciliar que podrían asociarse al crecimiento anterior y al crecimiento medial para la formación de convexidad de la constricción. En los gorilas adultos los campos de reabsorción se extienden por el hueso cigomático y el hueso esfenoides a nivel de la sutura frontocigomática, que puede interpretarse como el crecimiento medial de este área destacando la convexidad de la región postorbitaria.

La región nasal de los gorilas inmaduros y adultos se caracteriza por la presencia de campos de formación de hueso en el periostio externo de los huesos nasales y en el proceso frontal de la maxila y en las suturas frontonasal y frontomaxilar. Respectivamente, estos campos señalan el crecimiento hacia delante y lateral así como el crecimiento inferior de la región nasal. Los datos histológicos de esta región coinciden con los resultados obtenidos previamente en *Pan troglodytes*, *Macaca mulatta* (Enlow, 1966a; 1982), *Australopithecus* y *Paranthropus* (Bromage, 1989), *Cercocebus atys* y *Macaca fascicularis* (O'Higgins et al., 1991). Durante el crecimiento de esta región se produce formación en el periostio externo y reabsorción en la superficie interna, al tiempo que la cavidad nasal crece inferiormente (Enlow, 1966). Asimismo, en el patrón de modelado óseo de los gorilas destaca la aparición en los individuos adultos de un campo de reabsorción en la región lacrimal que puede relacionarse con la formación de la fosa del sacro lacrimal, que está más pronunciado en adultos que en inmaduros.

La región media del esqueleto facial presenta campos de formación de hueso que indican su crecimiento anteroinferior y campos de reabsorción ósea cuya extensión y número varía entre los gorilas inmaduros y adultos. Los campos de formación ósea presentes en la parte anterior de la maxila de los gorilas inmaduros y adultos indican el crecimiento anterior e inferior del maxilar conforme aumenta su tamaño en la ontogenia. El vector de crecimiento interpretado coincide con los resultados obtenidos por Krogman (1931b) mediante superposición de radiografías de series de crecimiento de gorilas para documentar el patrón de crecimiento del cráneo de esta especie. Como en otros primates –*Macaca mulatta* (Enlow, 1966a; 1982), *Macaca fasciculata* y *Cercocebus atys* (O’Higgins et al., 1991)– la presencia de campos de formación de hueso en la parte anterior de la maxila y del hueso premaxilar señalan la proyección anterior del morro/hocico de los gorilas, i.e., el prognatismo facial de esta especie. Junto con los campos de formación se observan en la región anterior de la maxila (desde la sutura cigomáticomaxilar hasta la sutura intermaxilar) campos de reabsorción ósea. La reabsorción de la parte inferior de la sutura cigomáticomaxilar se relaciona con el área donde se produce la verticalización del hueso cigomático por eliminación de hueso en esta región mientras la parte superior de la cara crece hacia delante. La mayor extensión del campo de reabsorción en los individuos adultos indica un aumento de la actividad osteoclástica durante el desarrollo que podría estar relacionado con el mayor tamaño del hueso cigomático. Como consecuencia, esta región del esqueleto facial se transforma en parte del hocico, más pronunciado en los individuos adultos que en los inmaduros, a medida que ocurre un crecimiento vertical (hacia abajo) del esqueleto facial. Del mismo modo que en gorilas, los campos de reabsorción en la parte inferior de la sutura cigomáticomaxilar y su relación con la verticalización de esta región de la cara ha sido observada en *Macaca mulatta* (Enlow, 1982; Wealhall, 2002), en *Macaca fascicularis* y en *Cercocebus atys* (O’Higgins et al., 1991). Junto a este campo aparece en los gorilas adultos un campo de reabsorción en la apófisis cigomática del maxilar a nivel de los premolares que podría estar relacionado con su crecimiento posterior asociado a la verticalización del hueso cigomático durante la etapa adulta. La cara media de los gorilas presenta también un campo de reabsorción a nivel del canino y del borde inferior del orificio nasal que se extiende en los adultos hacia la parte inferior del orificio infraorbitario. Un estudio detallado de la anatomía de esta región de los gorilas nos permite observar la coincidencia de este campo de reabsorción con un surco que tiene la misma orientación y longitud. Esta relación entre la actividad de reabsorción de hueso y características anatómicas se ha observado en *Macaca fascicularis* donde el campos de reabsorción están

relacionados con un surco localizado en la cara media donde comienza el hocico y en *Cercocebus atys* donde se observa reabsorción asociado a una fosa maxilar infraorbital (O'Higgins *et al.*, 1991). En general podríamos suponer que la ampliación de los campos de reabsorción refleja el crecimiento de la parte anterior de la cara en el desarrollo del gorila, de modo que en los individuos adultos el "morro" u "hocico" está más pronunciado que en los individuos inmaduros.

Hipotéticamente, el crecimiento hacia delante de la parte anterior de la cara va acompañado por el depósito de hueso en el periostio posterior de la tuberosidad maxilar tal y como se observa con los estudios histológicos en *Macaca mulatta* y *Homo sapiens* (Enlow, 1963; 1966a; 1982; Enlow & Bang, 1965). Sin embargo, los patrones de modelado óseo de la muestra de gorilas estudiados en esta tesis muestran campos de reabsorción de hueso que difieren entre inmaduros y adultos. En los individuos jóvenes la tuberosidad maxilar se caracteriza por la presencia de campos de formación de hueso que indican el crecimiento posterior de la maxila aumentando la longitud de la arcada maxilar, contribuyendo al desplazamiento hacia delante del complejo nasomaxilar. La formación de hueso en la tuberosidad maxilar y su relación con el crecimiento posterior de la maxila se ha observado en *Macaca mulatta* y en *Homo sapiens* (Enlow, 1966a; 1982; Enlow & Bang, 1965), sin embargo, en ningún estudio se hace referencia a la presencia de campos de reabsorción como hemos observado en la muestra de gorilas. Estos campos de reabsorción pueden estar relacionados con la región de contacto entre el hueso alveolar de la maxila y el hueso palatino. En los individuos adultos se observa una continuidad de la tuberosidad maxilar con el hueso palatino y la lámina lateral de la apófisis pterigoides, de modo que el patrón de modelado óseo corresponde a la región próxima a la zona de contacto. Todos los individuos adultos presentan el tercer molar emergido por lo que el aumento de los campos de reabsorción en esta etapa del desarrollo podría estar relacionada con el proceso de fusión de estas tres regiones óseas. Dicha zona se caracteriza por los campos de reabsorción de hueso que cubren toda la superficie.

La región del hueso cigomático se caracteriza por la presencia de campos de formación de hueso en el periostio externo, indicando el crecimiento anterior y lateral. Del mismo modo que en chimpancés y en *Macaca mulatta* (Enlow, 1966a; 1982) este crecimiento explicaría el aspecto redondeado de esta región. Por otro lado, únicamente se ha observado reabsorción ósea en la sutura cigomáticomaxilar que, como se ha explicado al tratar la parte anterior de la cara, podría estar relacionada con la

dirección posterior de este área a medida que crece hacia delante el morro u hocico del gorila. Podríamos considerar que este campo actúa a modo de “bisagra” de manera que la parte superior de la cara crece hacia delante verticalizando el plano de las órbitas respecto al campo de reabsorción al tiempo que aumenta el prognatismo facial.

La superficie perióstica bucal de la región inferior de la cara presentan campos de formación de hueso que indican el crecimiento hacia atrás mediante deposición en el periostio posterior de la tuberosidad maxilar, el crecimiento lateral y el crecimiento inferior. Al igual que hemos discutido para *Pan troglodytes*, los campos de formación de esta región y su relación con el crecimiento lateral coinciden con los resultados de *Macaca mulatta* y *Homo sapiens* (Enlow & Bang, 1965; Enlow, 1966a; 1982; Kurihara *et al.*, 1980; Wealhall, 2002), *Cercocebus atys* y *Macaca fascicularis* (O'Higgins *et al.*, 1991). Del mismo modo que se ha observado en los trabajos histológicos de Enlow y colaboradores podemos inferir que los gorilas presentan un crecimiento lateral mediante formación de hueso en el periostio bucal de la maxila, reabsorción en su periostio lingual y formación ósea en la sutura palatina media del maxilar (Enlow, 1982). Como resultado se produce un aumento del tamaño de la parte inferior del esqueleto facial en el desarrollo de los gorilas (McCollum & Ward, 1997).

Además del crecimiento longitudinal, los campos de formación señalan el crecimiento inferior, incrementos de longitud y altura del cráneo que se alternan a lo largo del desarrollo del gorila (Krogman, 1931b) (Figura 5.50). El estudio de Krogman, muestra que el crecimiento de la altura de la cara se completa en el periodo de erupción del segundo molar, de modo que durante este periodo y la erupción del tercer molar no se produce ningún crecimiento vertical destacado. Como hemos explicado al

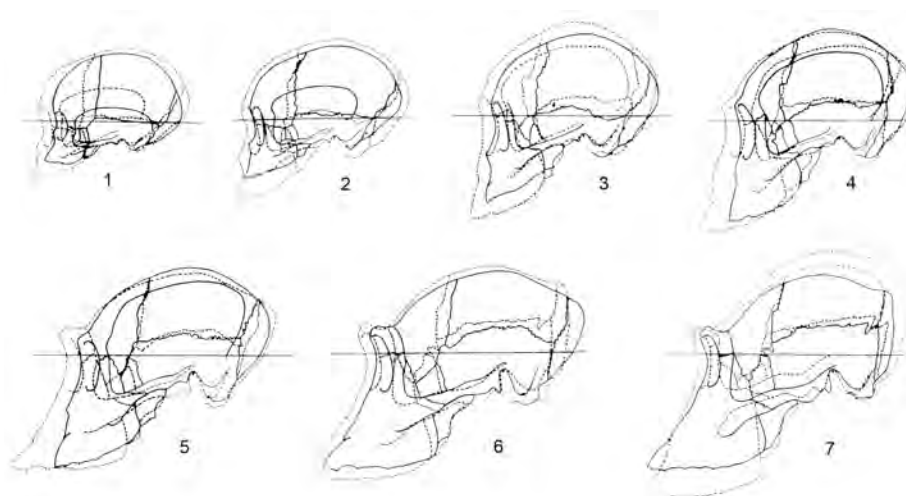


Figura 5.50. En esta figura se ilustra la superposición de cráneos orientados según el plano de Frankfort. En cada paso el cráneo joven se indica con trazo continuo y mayor con trazo discontinuo. Se observa la alternancia en el crecimiento vertical y horizontal del esqueleto facial de *Gorilla gorilla*. Modificado de Krogman (1931b).

discutir esta región en los chimpancés, existe un mayor crecimiento de la parte posterior de la maxila (hiperplasia) que de la parte anterior (hipoplasia) que produce una rotación vertical, anterior y hacia arriba de la maxila durante la ontogenia (airorrinquia o *airorhynchya*), provocando una reorientación del piso de la cavidad nasal para mantener una relación estable con la cápsula funcional nasal (Björk & Skieller, 1972; 1976; Enlow & Azuma, 1975; Enlow, 1982; Bromage, 1992; McCollum & Ward, 1997). Desde el punto de vista del mecanismo de modelado óseo, se produce reabsorción de hueso en la parte superior o nasal del paladar y del premaxilar y formación de hueso en el periostio bucal, correspondiente a la superficie de la apófisis palatina del maxilar.

La premaxila de los gorilas presenta campos de formación de hueso que cubren la región del clivus nasoalveolar excepto el área del componente alveolar comprendida entre los caninos donde se observa un campo de reabsorción ósea. En el desarrollo del gorila se observa la fusión de las suturas maxilares y premaxilares en los estadios finales del desarrollo facial así como un aumento del tamaño de la región subnasoalveolar pero sin variación morfológica (McCollum & Ward, 1997). El mapa de actividad celular indica el crecimiento inferior y hacia delante del clivus nasoalveolar para producir el morro alargado, como ocurre en *Macaca mulatta*, *Macaca fascicularis* y *Cercocebus atys* (Enlow, 1966a; 1982; O'Higgins *et al.*, 1991) y *Pan troglodytes*. El crecimiento de la premaxila está relacionada con las dinámicas de crecimiento del complejo nasomaxilar (McCollum & Ward, 1997). Por otro lado, la región premaxilar se caracteriza por la presencia de un campo de reabsorción en su componente alveolar cuya extensión disminuye en el desarrollo: del campo de reabsorción de los individuos inmaduros a varios campos de reabsorción localizados entre los incisivos centrales y por encima de los caninos. Este campo de reabsorción es una de las características del patrón de modelado óseo del esqueleto facial de los gorilas que indica el crecimiento posterior de esta área ¿Qué significado biológico tiene este campo de reabsorción? Los estudios previos sobre el crecimiento facial de los gorilas no hacen referencia al desplazamiento posterior del componente alveolar de la premaxila (Krogman, 1931b; McCollum & Ward, 1997). Los resultados obtenidos muestran que los individuos inmaduros de *Gorilla gorilla* presentan la parte anterior del paladar flexionado verticalmente contra la premaxila, como en los inmaduros de *Pan troglodytes* y en los humanos actuales (McCollum & Ward, 1997). Asimismo, se observa cierta variación morfológica de la región subnasal entre inmaduros y adultos referente a la posición de la inserción anterior del septo nasal que en el caso de los gorilas el

septo nasal se localiza próximo a los márgenes laterales de la apertura nasal y con la edad retrocede hasta situarse en el polo posterior de la premaxila, dando a la premaxila una apariencia truncada en vista sagital (Ward & Kimbel, 1983; McCollum & Ward, 1997) (Figura 5.51). En la etapa adulta, las secciones sagitales de la región subnasoalveolar destaca el pequeño tamaño de la maxila de los gorilas comparado con *Pan* e *Hylobates* (McCollum & Ward, 1997). A partir de estos

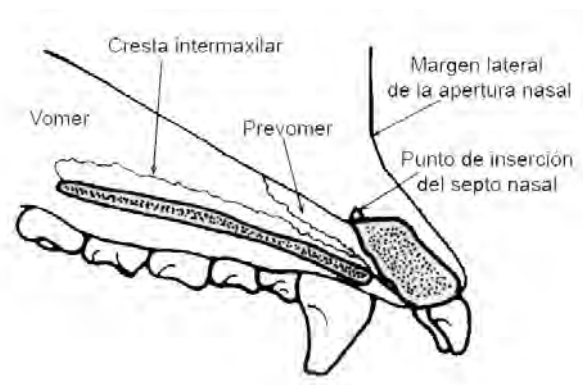


Figura 5.51. Esquema del corte sagital de la premaxila. Modificado de McCollum & Ward (1997).

datos y teniendo en cuenta que *Gorilla gorilla* es la única especie que muestra estos campos de reabsorción y presenta el septo nasal retrasado, se podría plantear una relación entre estos dos hechos. Otra hipótesis estaría relacionada con el crecimiento inferior del complejo nasomaxilar, de modo que el campo de reabsorción podría ser consecuencia del giro hacia arriba y hacia delante del maxilar debido al mayor crecimiento vertical de la parte posterior de la maxila (hiperplasia). Como hemos comentado anteriormente, este giro produce un proceso de modelado óseo en el paladar junto al cual ocurre un crecimiento inferior de la premaxila que implica la reabsorción de hueso en el periostio externo y formación de hueso en el periostio interno. De este modo, se recuperaría el plano oclusal. Sin embargo, la hiperplasia posterior de la maxila también ha sido observada en *Pan troglodytes* cuyo patrón de modelado óseo facial no presenta campos de reabsorción en el componente alveolar del premaxilar. La presencia del campo de reabsorción sí se ha observado en la especie fósil de homínido *Paranthropus* (Bromage, 1989). En este caso, la eliminación de hueso ocurre en toda la superficie del clivus nasoalveolar y está relacionado con un crecimiento posterior que explica el relativo grado de ortognatismo que presenta esta especie. Una tercera hipótesis es que el campo de reabsorción podría estar relacionado con el crecimiento y movimiento de los dientes o estar relacionados con detalles del aparato masticatorio (Siebert & Swindler, 2002). En este caso el campo de reabsorción en los individuos inmaduros es de mayor tamaño puesto que los incisivos y caninos están desarrollándose, mientras que en los individuos adultos presentan la dentición definitiva y los reducidos campos de reabsorción indican el movimiento de los dientes que podría deberse a la masticación.

Mandíbula

Los resultados obtenidos de la mandíbula de *Gorilla gorilla* muestran por primera vez el PMOc característico de esta especie (Figura 5.46 y 5.47). Asimismo, los patrones de los gorilas inmaduros y adultos indican la existencia de variación a lo largo de su desarrollo, que es más notable en la rama que en el cuerpo y la región sinfisaria. La literatura sobre el crecimiento de la mandíbula de los gorilas –al igual que los orangutanes– es escasa y generalmente esta especie ha sido estudiada como grupo de comparación de otras especies más estudiadas como *Homo sapiens* o *Pan troglodytes*. Los grandes primates frecuentemente son utilizados como un modelo actual de referencia para evaluar la variación de los homínidos y los hominoides fósiles (Wood, 1985; O'Higgins *et al.*, 1990; Wood *et al.*, 1991; O'Higgins & Dryden, 1993; Kramer *et al.*, 1995; Uchida, 1998; Taylor, 2006). Por esta razón, y dada la similitud morfológica observada entre los gorilas y otras especies de primates estudiadas en trabajos previos, tomamos como referencia los principios de modelado óseo establecidos por Enlow (1963; 1982) y las interpretaciones realizadas en dichas especies. Muchas de los puntos discutidos son similares a los realizados en *Pan troglodytes* por lo que nos referiremos a ellos y los aplicaremos a los gorilas sin detallar mas que cuando sea necesario. De este modo, los patrones de modelado óseo de las mandíbulas inmaduras y adultas de los gorilas nos indican un vector de crecimiento anterior, el crecimiento lateral aumentando la anchura de la arcada mandibular y el crecimiento superior de la rama mandibular (Figura 5.52).

La región sinfisaria se caracteriza por un PMOc que varía en el desarrollo de los gorilas, de modo que los individuos inmaduros muestran toda la superficie labial y lingual cubierta por campos de formación ósea, mientras que los gorilas adultos presentan campos de reabsorción en la región media y en el borde inferior de la superficie labial y pequeños campos en el componente alveolar lingual, y que indica el predominio del crecimiento anterior y posterior de la sínfisis. El patrón de modelado óseo de la superficie labial es similar al observado en *Pan troglodytes* y, al igual que en esta especie, la sínfisis se caracteriza por un perfil inclinado posteriormente. Del mismo modo, podríamos plantear que la inclinación de la sínfisis se explica por un crecimiento pronunciado de la parte anterior de la mandíbula aumentando el tamaño del hocico y por tanto el prognatismo facial del gorila, que son más prognatos que los chimpancés (Taylor, 2002). Este crecimiento pronunciado anteriormente sucedería por una mayor tasa de formación de hueso en la región superior de la sínfisis y una menor tasa en la parte inferior. Como comentamos en el caso de los chimpancés, el aumento de la tasa de formación podría relacionarse con la deriva labial de los incisivos, acompañando al crecimiento anterior de la mandíbula. La

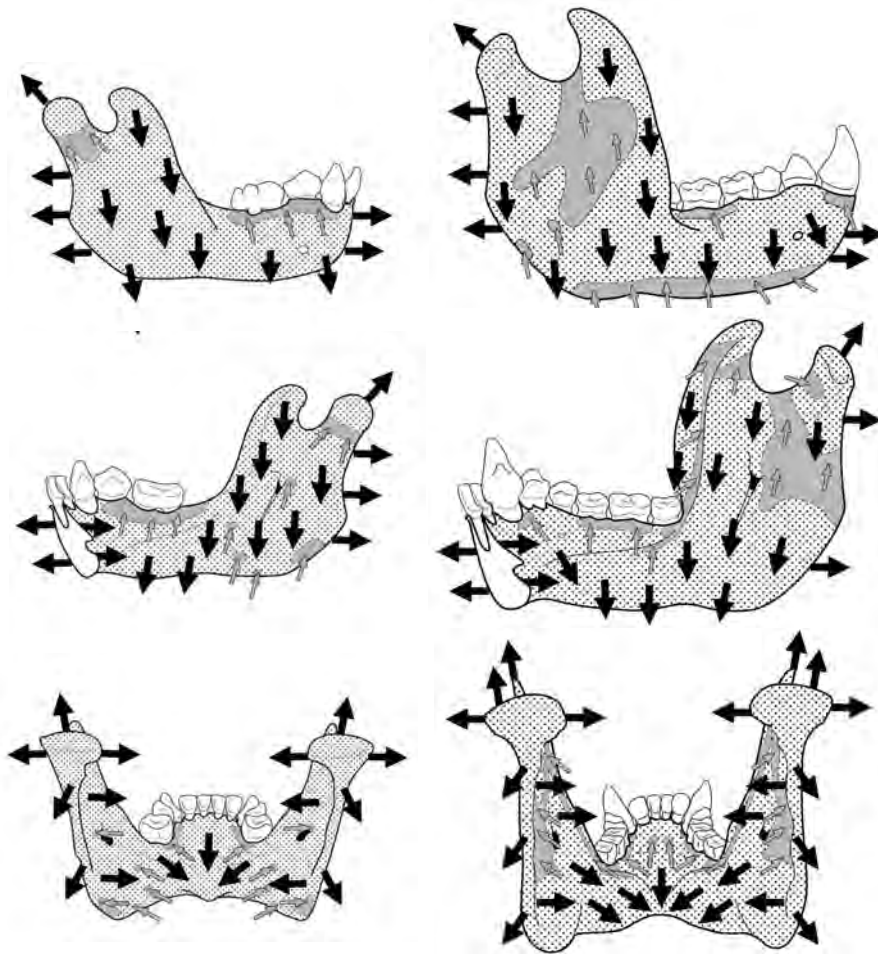


Figura 5.52. Vectores de crecimiento inferidos a partir de patrón de modelado óseo común de la mandíbula. Vista lateral externa, lateral interna y posterior (vista frontal en la Figura 5.48) de los chimpancés inmaduros (izquierda) y adultos (derecha).

aparición de campos de reabsorción en el borde inferior de la sínfisis de los gorilas adultos acentuaría dicha inclinación. Junto con esta hipótesis, se ha planteado otra hipótesis biomecánica, que no excluye la anterior, que explica la inclinación de la sínfisis mandibular como una estrategia para reducir el estrés asociado con la torsión transverso-lateral del cuerpo –*wishboning*– (Hylander, 1984; 1985; Ravosa, 1991; Daegling, 2001). En cuanto a la cara lingual de la sínfisis, el PMOc de los gorilas inmaduros y adultos muestra toda la superficie cubierta por campos de formación ósea indicando su crecimiento posterior. No obstante, hay que recordar que el patrón común de los individuos adultos presenta campos de reabsorción en el toro transversal superior que podría estar relacionado con el movimiento de los dientes durante el crecimiento anterior. En el caso del individuo adulto 1948-3-2-2 (masculino) este campo de reabsorción se extiende por casi toda la superficie del toro transversal superior que recuerda al patrón de la superficie lingual de *Macaca mulatta* (Enlow, 1963; 1982). Anatómicamente, el perfil de la parte lingual de la sínfisis de los gorilas presenta el toro transversal superior y el toro transversal inferior (plataforma simia), un perfil muy similar al de *Pan troglodytes* y al de *Macaca mulatta* (Enlow, 1963; 1982; Daegling, 1993; Siebert & Swindler, 2002).

La formación de los toros transversos podría relacionarse con una mayor tasa de formación en dichas regiones de la superficie lingual sinfisaria caracterizada por una gran plasticidad en el desarrollo (Daegling, 1993). En un estudio previo se plantea la hipótesis de que la fosa genioglosa tendría un papel importante en la morfología de la superficie lingual de la región sinfisaria (Daegling, 1993). Sin embargo, el patrón de modelado óseo de los gorilas no presenta campos de reabsorción en este área y por tanto la participación de la fosa genioglosa implicaría una menor tasa de formación ósea respecto a la de los toros transversos superior e inferior. Por otro lado, siguiendo la hipótesis biomecánica, estas estructuras anatómicas serían respuestas estructurales al doblamiento transversal lateral del cuerpo durante la masticación (Hylander, 1984; Daegling, 2001).

El PMOc del cuerpo mandibular, caracterizado por la formación de hueso, indica un crecimiento bucal y lingual que se relaciona con el crecimiento en anchura, en altura y el crecimiento longitudinal del cuerpo de los gorilas (Daegling, 1996). Junto a los campos de formación los gorilas inmaduros y adultos presentan reabsorción de hueso en el componente alveolar de la superficie bucal y lingual que posiblemente estén relacionados con el crecimiento de los dientes. Un aspecto interesante a destacar es la variación observada en la superficie bucal del cuerpo y la conservación del patrón de la superficie lingual, situación contraria a la descrita en los humanos y en los chimpancés estudiados en esta tesis. Por un lado, la superficie bucal, caracterizada por los campos de formación ósea en los especímenes inmaduros, presenta un campo de reabsorción en el borde inferior del cuerpo en los individuos adultos que indica el crecimiento lingual de esta región. En el caso de la parte lingual, tanto los gorilas inmaduros como los adultos muestran la superficie cubierta por formación de hueso, indicando el crecimiento lingual del cuerpo mandibular. Sin embargo, el perfil de la parte lingual muestra la proyección de la fosa sublingual por encima de la fosa submandibular. Al igual que se observa en los chimpancés, dicha proyección está menos pronunciada que en *Homo sapiens* dando un perfil redondeado al cuerpo mandibular que puede estar relacionado con una tasa de formación diferente que es mayor por encima de la línea milohioidea (fosa sublingual) y menor por debajo (fosa submandibular).

La rama mandibular presenta una mayor variación del patrón de modelado óseo durante el desarrollo de los gorilas que la observada en el cuerpo mandibular y la sínfisis. Los individuos inmaduros se caracterizan por presentar la rama cubierta por campos de formación de hueso que indican el crecimiento bucal y lingual aumentando su anchura y su longitud horizon-

tal y vertical (Humphrey *et al.*, 1999). Junto con los campos de formación se observa reabsorción en el cuello del cóndilo que, al igual que en *Pan troglodytes* y *Homo sapiens*, indica un crecimiento superior del cóndilo siguiendo el principio de la V, es decir, formación endóstica de hueso y reabsorción perióstica (Enlow, 1963; 1982; Enlow & Harris, 1964). En los individuos adultos, aparecen en la parte central de la superficie bucal de la rama un campo de reabsorción que indica el crecimiento lingual, mientras los campos de reabsorción de la región posterior al foramen indican un crecimiento bucal de este área. Por un lado, este patrón de modelado óseo adulto podría relacionarse con la verticalización y con el aumento de la altura de la rama, mayor en gorilas que en chimpancés, y que estaría relacionado con el crecimiento en V de las ramas mandibulares como se observa en vista posterior (Enlow, 1963; 1982; Humphrey *et al.*, 1999). Además, la aparición de campos de reabsorción en la superficie lingual de la coronoides y del cuello del cóndilo acentuaría el crecimiento vertical de la rama. En la superficie lingual se observa también un campo de reabsorción que discurre por la cresta endocoronoidea y que podría estar relacionada con el crecimiento posterior de esta característica anatómica al tiempo que se acentúa en el desarrollo. Una de las características destacables observadas en *Gorilla gorilla* es la menor presencia de reabsorción tanto en la superficie bucal como lingual de la coronoides, una actividad asociada en otras especies a esta región de la rama mandibular –*Homo sapiens*, *Pan troglodytes* y *Macaca mulatta*– y que junto con la formación en el borde posterior se ha relacionado con el crecimiento posterior y la rotación mandibular (Enlow, 1963; 1982; Enlow & Harris, 1964). A partir de los datos obtenidos en la muestra de *Gorilla gorilla* ¿cómo explicamos el crecimiento posterior de esta región mandibular? Si analizamos los patrones de modelado óseo individuales observamos que existe una gran variabilidad en la distribución de los campos de actividad celular. Así, el individuo 1857-11-2-2 (inmaduro, macho) muestra un gran campo de reabsorción en el borde anterior de la rama y la apófisis y los individuos 1939-937 (inmaduro, indet.) y 1939-934 (adulto, hembra) presentan un campo de reabsorción en la punta de la apófisis, mientras que los especímenes 1864-12-1-3 (indet.) y 61-7-29-8 (hembra) presenta campos de formación de hueso. En general, existe una gran variabilidad y los patrones de modelado óseo elaborados en esta tesis responden a lo que hemos observado en la mayoría de los individuos de la muestra. Los resultados no indican el crecimiento posterior de la rama pero sería necesario hacer un estudio más amplio para determinar hasta que punto los campos de formación de hueso en esta región de la rama mandibular forman parte del patrón de modelado óseo o bien se trata de variabilidad que responde a periodos de crecimiento vertical del mismo modo que ocurre en el esqueleto facial (Krogman, 1931b).

CAPÍTULO 6

Procesos de crecimiento

En los capítulos anteriores (4 y 5) se han descrito los patrones de modelado óseo de las distintas regiones anatómicas que componen el esqueleto facial y la mandíbula y sobre esta base se han determinado los procesos de crecimiento que experimentan cada una de estas regiones de forma independiente. Sin embargo, no es posible comprender los procesos de crecimiento ni la morfología facial resultante mediante el estudio de cada región de forma aislada, sino que es necesario integrar el crecimiento de cada región individual en un conjunto. Es a este nivel donde se pueden observar y analizar las relaciones entre las distintas regiones anatómicas y cómo sus interacciones determinan los cambios morfológicos y espaciales que experimenta el complejo craneofacial durante su desarrollo.

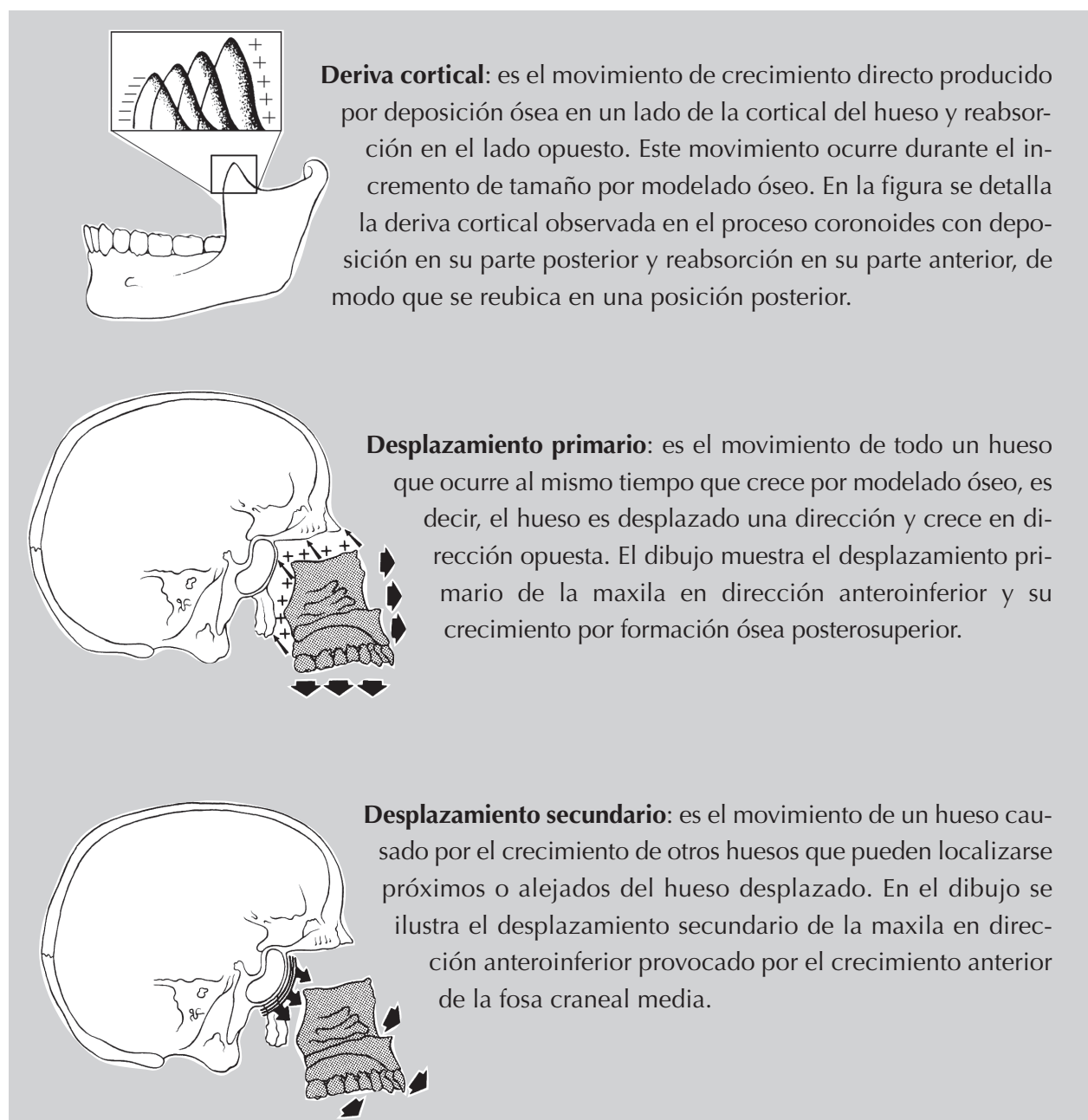
A principios de los años 60, el Dr. Donald Enlow sintetizó un marco teórico con el que analizar el crecimiento del cráneo de los mamíferos (Enlow, 1963, 1982). Sobre esta base planteó un modelo de crecimiento del complejo craneofacial de los primates que constituye la referencia básica de los análisis del crecimiento craneofacial (Enlow & Hans, 1996). El modelo fue desarrollado a partir de datos de individuos inmaduros de *Homo sapiens* y aplicado a *Macaca* y a individuos patológicos de *Homo sapiens*. Este modelo ha sido ampliamente aceptado, siendo aplicado en distintas disciplinas, desde estudios histológicos (Bromage, 1989; 1992; O'Higgins *et al.*, 1991; Mowbray, 2005) y morfométricos (Rosas, 1992; Rosas & Bastir, 2004; Bastir, 2004; Bastir *et al.*, 2007) hasta estudios odontológicos (Kuroe *et al.*, 2006).

En este capítulo, emplearemos el modelo de Enlow para interpretar los patrones de modelado óseo con la intención de determinar el modo de crecimiento del esqueleto facial y de la mandíbula dentro del conjunto del cráneo de las especies analizadas. Sin embargo, el modelo de Enlow y muchos de sus conceptos y premisas no han sido contrastados hasta la fecha. De hecho, en nuestros análisis se aprecia que los patrones de modelado óseo cambian a lo largo de la ontogenia en contra de lo que implícitamente asume el modelo de Enlow. Esto implica diferencias en el modo de crecimiento entre los inmaduros y los adultos, de forma que para comprender los procesos de crecimiento que dan lugar a la morfología adulta es necesario analizar los cambios ocurridos en la ontogenia. El capítulo se iniciará con una breve descripción del modelo de crecimiento propuesto por Enlow para posteriormente emplearlo en el análisis de nuestros datos de especies actuales –*Homo sapiens*, *Gorilla* y *Pan*– y fósiles –*Homo heidelbergensis* y *Homo neanderthalensis*. Finalmente, se abordará las implicaciones de los cambios ontogénéticos del patrón de modelado óseo sobre el modelo propuesto por Enlow y su aplicación en el estudio del desarrollo craneofacial.

1. El modelo de crecimiento craneofacial de Enlow

El marco teórico en el se que desarrolla el modelo propuesto por Enlow (Enlow, 1982 y Enlow & Hans, 1996) se basa en un sistema de referencia compuesto por los planos oclusal y posteromaxilar (PM). Este sistema permite analizar los distintos tipos de movimientos de las estructuras del cráneo, deriva cortical y desplazamientos primarios y secundarios, así como sus relaciones establecidas por el principio de contrapartes. Estos conceptos están detallados en la introducción y se ilustran en el cuadro adjunto (Cuadro 6.1).

Cuadro 6.1. Definición de los tipos de movimientos en el crecimiento del complejo craneofacial según Enlow (1982).



Sobre este marco teórico Enlow, desarrolla su modelo incorporando información proveniente de diversas fuentes. Por una parte, elabora el patrón de modelado óseo de *Homo sapiens* a partir de cortes histológicos de ejemplares inmaduros y, por otra parte, incorpora datos morfológicos y cefalométricos obtenidos de estudios radiológicos. A estos datos se unen los conceptos propuestos por Moss en su hipótesis de la Matriz Funcional (Moss & Young, 1960). Según esta hipótesis, la forma y el tamaño del esqueleto craneofacial dependen del crecimiento y las demandas funcionales de los tejidos blandos circundantes, siendo especialmente relevantes el cerebro y los tejidos que conforman las cavidades ocular, nasal, oral, auditiva y faríngea.

A partir de esta información y aplicando el principio de contrapartes, Enlow (1982) establece en primer lugar las distintas relaciones entre las estructuras del cráneo, tomando siempre como referencia los planos posteromaxilar y oclusal. Así, a nivel sistémico, establece que los procesos de crecimiento del esqueleto facial y la mandíbula están relacionados con el crecimiento del cerebro y con la orientación de la base del cráneo y del propio esqueleto facial en su conjunto (Moss & Young, 1960; Enlow, 1982; Enlow & Hans, 1996; Rosas, 1998; Lieberman *et al.*, 2000). A un nivel más detallado, también le permite identificar las siguientes regiones anatómicas que crecen de forma coordinada dentro del sistema craneofacial (Figura 6.1):

1. La fosa craneal anterior, donde se aloja el lóbulo frontal y el bulbo olfatorio, está relacionada con el complejo nasomaxilar, es decir, la fosa craneal anterior es contraparte del lóbulo frontal y de la parte superior del complejo nasomaxilar.
2. La fosa craneal media, que aloja los lóbulos temporales y la glándula pituitaria, está relacionada específicamente con la faringe. Al tiempo, tiene su contraparte estructural en la rama mandibular, de forma que la rama mandibular y la fosa craneal media son contrapartes entre ellas y respecto del espacio faríngeo.
3. El arco maxilar es la contraparte del arco mandibular.
4. El cuerpo mandibular es la contraparte estructural del cuerpo del hueso maxilar.

Partiendo de estas relaciones, Enlow propone que la morfología craneofacial de los primates está determinada por el crecimiento del cerebro (Enlow, 1982; Enlow & Azuma, 1975; Moss & Young, 1960), particularmente por el crecimiento de los lóbulos frontal y temporal. Al crecer, el cerebro causa la flexión de la base del cráneo y el desplazamiento antero-inferior del esqueleto facial para así mantener el alineamiento de la co-

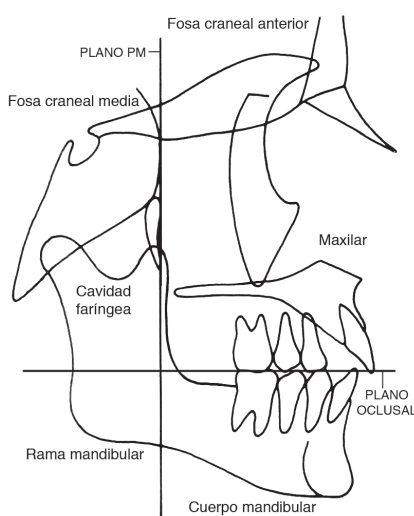


Figura 6.1. Dibujo esquemático que muestra las contrapartes del sistema craneofacial. La línea vertical es el plano posteromaxilar (PM) y la línea horizontal es el plano oclusal. Tomado de Enlow (1982).

lumna vertebral y la posición horizontal del eje visual. Como consecuencia, el esqueleto facial y la mandíbula de *Homo sapiens* crecen siguiendo un vector general antero-inferior. Este vector puede descomponerse en vectores parciales propios de las distintas regiones de la cara. En el crecimiento de la parte superior de la cara intervienen el lóbulo frontal, la base anterior del cráneo –parte del etmoides, partes del esfenoides y parte del hueso frontal– y la parte superior del esqueleto facial –cavidad orbital, las estructuras orbitales y la porción superior de la cavidad nasal. En esta región, el crecimiento del cerebro y los tejidos blandos provoca el aumento de tamaño del cráneo por la expansión de los huesos craneales en las suturas frontocigomática, frontotemporal, frontoetmoidal, esfenofrontal, esenoetmoidal (Figura 6.2). En la zona de contacto con el esqueleto facial, el crecimiento de los huesos craneales causa el desplazamiento anterior del hueso frontal y del complejo nasomaxilar.

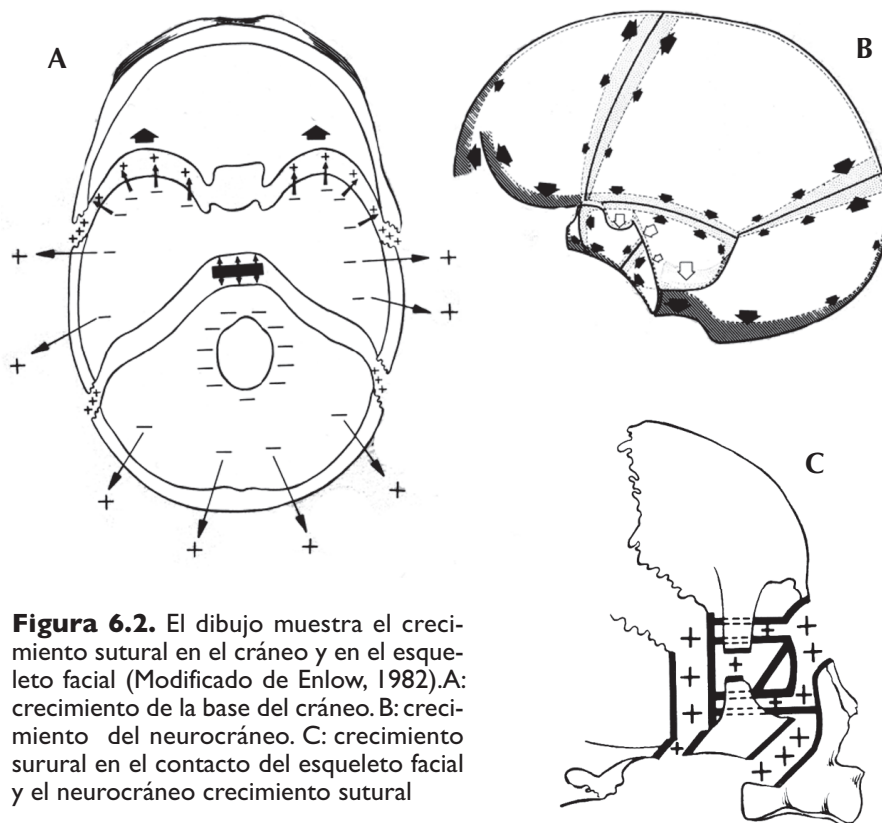


Figura 6.2. El dibujo muestra el crecimiento sutural en el cráneo y en el esqueleto facial (Modificado de Enlow, 1982). A: crecimiento de la base del cráneo. B: crecimiento del neurocráneo. C: crecimiento sural en el contacto del esqueleto facial y el neurocráneo crecimiento sutural

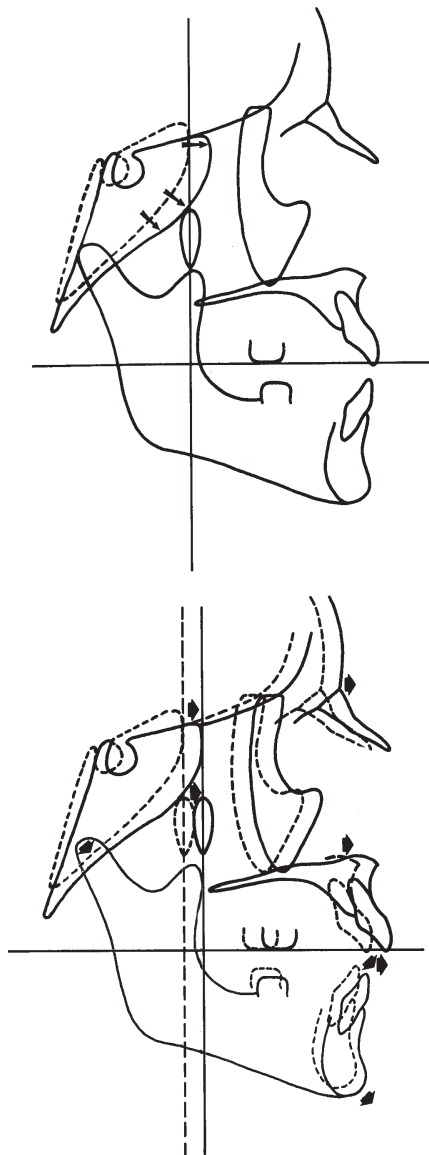


Figura 6.3. La expansión de la fosa craneal media provoca un desplazamiento secundario del complejo etmomaxilar (Modificado de Enlow, 1982).

El crecimiento del lóbulo frontal también se relaciona con la fosa craneal anterior, afectando a la posición, la orientación y la forma del techo de la órbita, de modo que la cavidad orbital y las estructuras asociadas crecen anterior y lateralmente respecto de la fosa craneal anterior (Moss & Young, 1960; Enlow, 1982). En esta región, el vector de crecimiento antero-inferior puede descomponerse en sus componentes vertical y horizontal para facilitar su comprensión. El componente vertical resulta del crecimiento del lóbulo temporal que causa la expansión de la fosa craneal media y provoca un desplazamiento secundario del complejo etmomaxilar que, además y debido a su propio crecimiento, sufre un desplazamiento primario (Figura 6.3). El desplazamiento vertical del complejo etmomaxilar es especialmente relevante en las estructuras que conforman la cavidad bucal y nasal. En estas cavidades, el arco maxilar y el paladar crecen en sentido inferior por reabsorción en la parte nasal y formación de hueso en la parte oral. Su contraparte, el cuerpo de la mandíbula, muestra paralelamente un crecimiento en altura en el mismo sentido. Tanto en la mandíbula como en el maxilar, los dientes experimentan una deriva superior que les permite mantener el plano oclusal. Por su parte, el componente horizontal del vector de crecimiento del complejo etmomaxilar se produce por la expansión de la matriz funcional de tejidos blandos que lo rodea. La tensión producida por esta matriz causa que el complejo etmomaxilar crezca por su parte posterior, en puntos como la sutura esfenopalatina, la sutura esfenocigomática, la sincondrosis esenoetmoide y la tuberosidad maxilar. El resultado es que la cara media crece posteriormente pero se desplaza anteriormente respecto de la fosa craneal media (su contraparte estructural).

La expansión de la fosa craneal media también afecta a la mandíbula provocando su desplazamiento secundario. Teniendo en cuenta que la rama mandibular es contraparte estructural de la fosa craneal media, el incremento en longitud de la fosa craneal media sitúa al arco maxilar en una posición anterior, del mismo modo que el crecimiento horizontal de la rama sitúa al arco mandibular en una posición similar. De este modo, el mismo desplazamiento que provoca la fosa craneal media sobre la maxila, lo provoca la rama sobre el cuerpo mandibular. Simultáneamente al desplazamiento anterior de la mandíbula se produce un crecimiento posterior de igual magnitud de la rama y del cóndilo (Figura 6.4). Siguiendo el principio de las contrapartes, este crecimiento es similar al de su contraparte, la región de la fosa craneal media situada por delante del cóndilo, a su vez similar al desplazamiento del maxilar. Además, la disposición oblicua del cóndilo y el incremento de anchura y altura de la rama mandibular causan un desplazamiento de tipo primario anterior

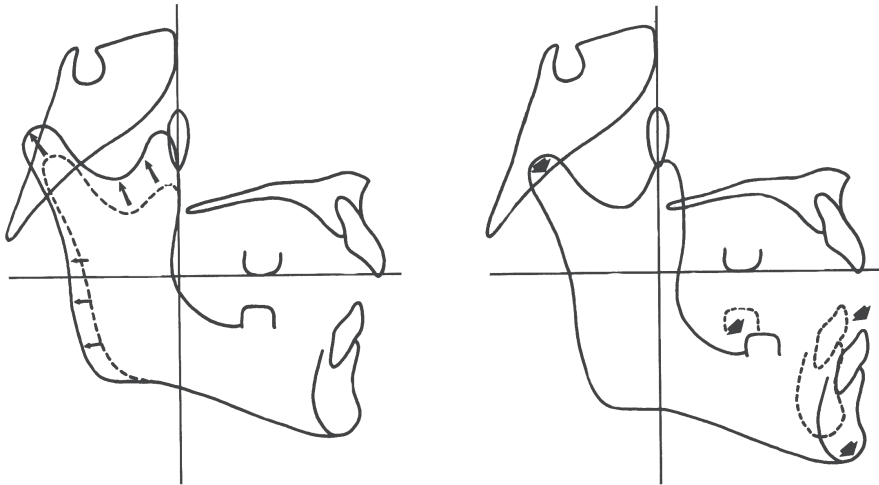


Figura 6.4. El dibujo muestra el crecimiento posterior del cóndilo y de la rama mandibular (izquierda) y el desplazamiento anterior de la mandíbula (derecha) (Modificado de Enlow, 1982).

e inferior de la mandíbula. Simultáneamente, el cuerpo de la mandíbula crece en sentido posterior del mismo modo que su contraparte estructural, el arco maxilar aumenta su longitud. Sin embargo, la elongación de la mandíbula no ocurre como en la maxila, mediante formación ósea en la superficie libre de la tuberosidad maxilar, sino que requiere de la reubicación de la rama en una posición posterior.

2. Procesos de crecimiento en *Homo sapiens*

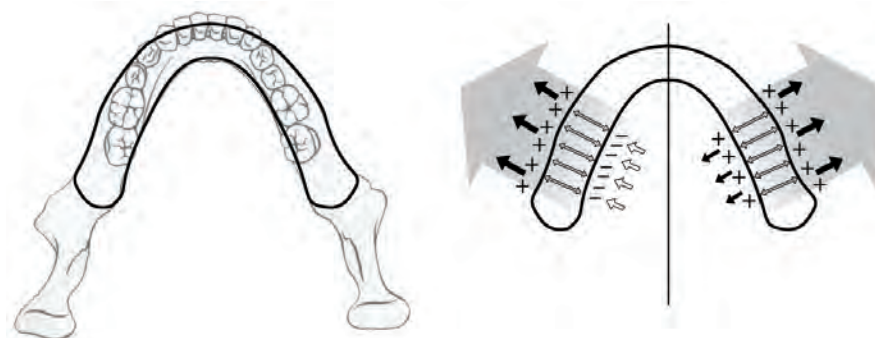
Los resultados obtenidos en esta tesis muestran semejanzas y diferencias con respecto al modelo de crecimiento propuesto por Enlow (1982) para *Homo sapiens*. Nuestros resultados coinciden con Enlow en el predominio de un vector general de crecimiento anteroinferior (Figura 6.5). Sin embargo, existen variaciones ontogenéticas del patrón de modelado óseo que se traducen en cambios en la magnitud de los componentes vertical y horizontal del vector anteroinferior. Estas variaciones ponen de manifiesto que el patrón de modelado óseo común de *Homo sapiens*, obtenido por Enlow a partir de individuos inmaduros, no se conserva en el desarrollo.

En la etapa inmadura, los individuos muestran un vector de crecimiento anteroinferior coincidente con el obtenido por Enlow (1982), donde predomina el componente vertical. Puesto que la interpretación de los datos se realiza en el marco teórico propuesto por este autor y el patrón de modelado óseo de los inmaduros estudiados en esta tesis es similar al obtenido por Enlow, es inmediato suponer que el modelo de crecimiento inferido es necesariamente similar. No obstante, hay que señalar que nuestros resultados muestran ciertas diferencias localizadas en la mandíbula. En la superficie lingual del cuerpo, la región molar de la fosa sublingual presenta reabsorción ósea, mientras que en el patrón de Enlow es de



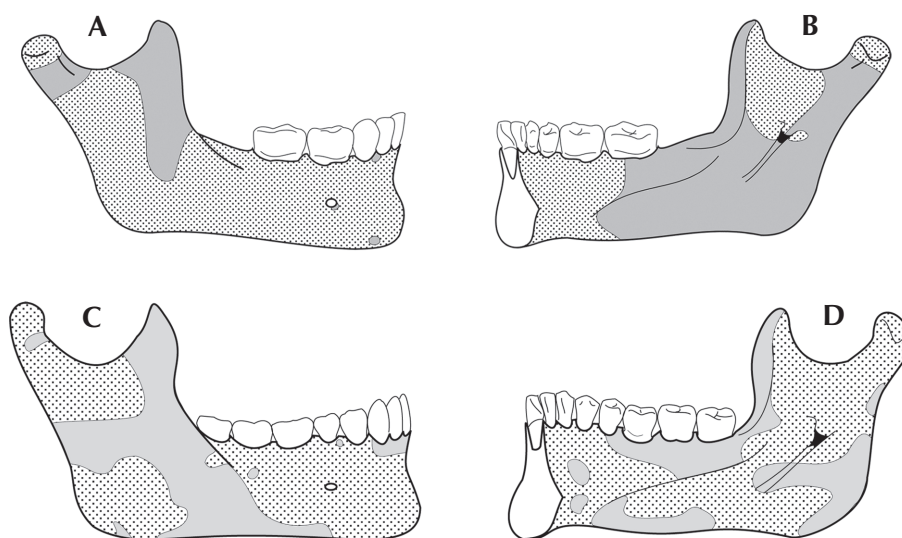
Figura 6.5. Dibujo que esquematiza el vector anteroinferior general en *Homo sapiens*.

Figura 6.6. Esquema de la vista superior del cuerpo mandibular (izquierda). En la derecha se muestran los procesos de modelado óseo a nivel de la fosa sublingual. La hemimandíbula izquierda refleja los vectores de crecimiento inferidos a partir del patrón de modelado óseo obtenido en esta tesis y la hemimandíbula derecha los vectores inferidos del patrón propuesto por Enlow (1982). Las flechas negras grandes indican el crecimiento por formación de hueso con elevada tasa de actividad, mientras que las flechas negras pequeñas indican crecimiento por formación de hueso con menor tasa de actividad.



y de la parte posterior del cuerpo relacionado con el crecimiento lateral del cráneo. Según los patrones presentados por Enlow, la formación ósea en la cara bucal del cuerpo y en la superficie de la fosa sublingual indicaría un crecimiento lateral del cuerpo mandibular junto con un incremento de su grosor. Por el contrario, la presencia de reabsorción en toda la cara lingual del cuerpo enfatizaría únicamente su crecimiento. Sin embargo, las diferencias entre los dos patrones se minimizan si tenemos en cuenta las tasas de actividad celular. De este modo, en el caso de Enlow una mayor tasa en la cara bucal que en la lingual reflejaría el crecimiento lateral, mientras que en nuestro caso la mayor tasa de formación bucal y la menor tasa de reabsorción lingual sería responsable del incremento en anchura del cuerpo mandibular (Figura 6.6).

Figura 6.7. Comparación de los patrones de modelado óseo de las mandíbulas de inmaduros (A y B) y adultos (C y D). Las superficies bucolinguales (A y C) muestran el aumento de la reabsorción (en gris liso) en los adultos (C), extendiéndose por el borde inferior del cuerpo hacia la rama para cubrir la mitad anterior y su región media. En la superficie lingual (B y D), los adultos muestran un aumento del tamaño de los campos de formación ósea (áreas punteadas), que se extienden desde la parte anterior del cuerpo hasta la rama, quedando restringida la reabsorción a la sínfisis, la región molar del componente alveolar, de la fosa sublingual y del borde inferior, al borde anterior de la rama y a la región del gonion.



Por su parte, los adultos muestran claras diferencias en la distribución de los campos de actividad celular respecto de los inmaduros y del patrón propuesto por Enlow para *Homo sapiens*. Estas diferencias, apreciables tanto en el esqueleto facial como en la mandíbula, han sido descritas en detalle en el capítulo anterior y se resumen en la figura anexa (Figura 6.7). Esta nueva disposición de los campos de modelado óseo indica una reducción del crecimiento vertical y consecuentemente un incremento relativo del crecimiento anterior, es decir, del componente horizontal del vector de crecimiento anteroinferior (Figura 6.8). En la mandíbula de los individuos adultos, se observa una mayor extensión de los campos de reabsorción en la superficie bucal y un incremento de tamaño de los campos de formación ósea en la superficie lingual. Estos cambios reflejan un aumento de la arcada mandibular en la región molar, que se asociaría con la ubicación espacial de los molares, mientras que se produce el mantenimiento de la anchura a nivel de las ramas.

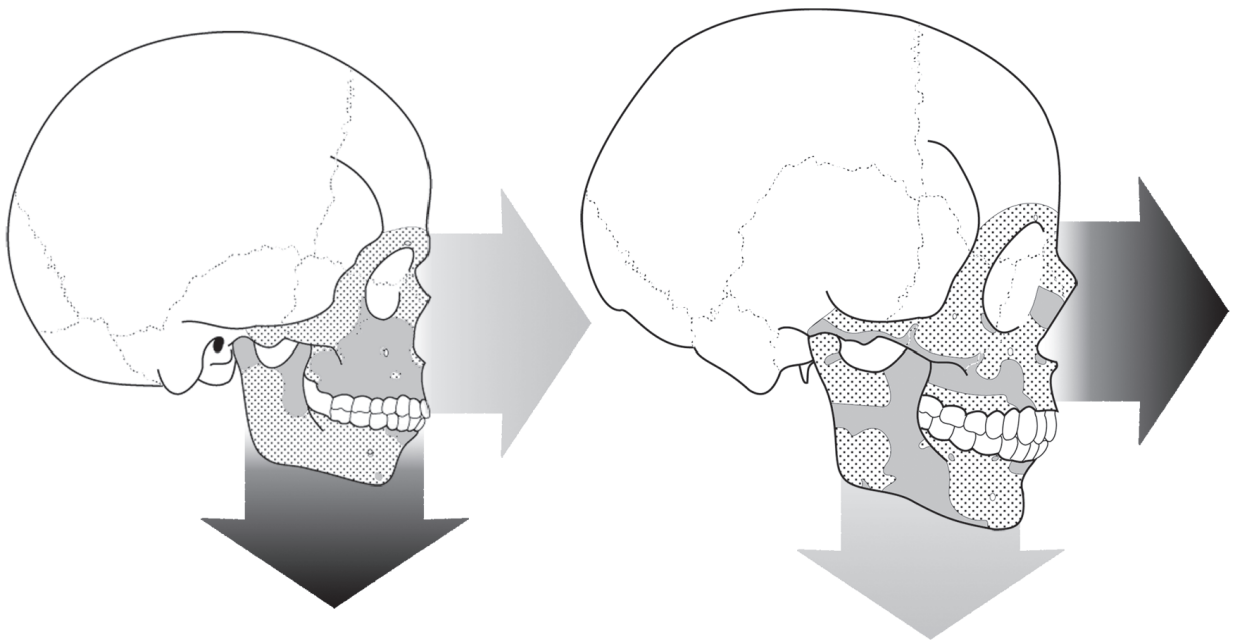


Figura 6.8. En la ontogenia de *Homo sapiens* se observa la reducción del crecimiento vertical y consecuentemente un incremento relativo del crecimiento anterior. La flecha negra indica el componente predominante.

Un aspecto relevante de las variaciones ontogenéticas del patrón de modelado óseo es su distribución siguiendo un gradiente, de modo que existe mayor variación del patrón de modelado óseo en la parte anterior de la maxila y en la rama mandibular, mientras que las regiones faciales próximas al cráneo y la sínfisis muestran mayor estabilidad (menor variación) (Figura 6.9). Esta distribución en gradiente nos indica posibles causas que subyacen a las diferencias entre inmaduros y adultos, relacionadas con el proceso del crecimiento del cerebro así como con el

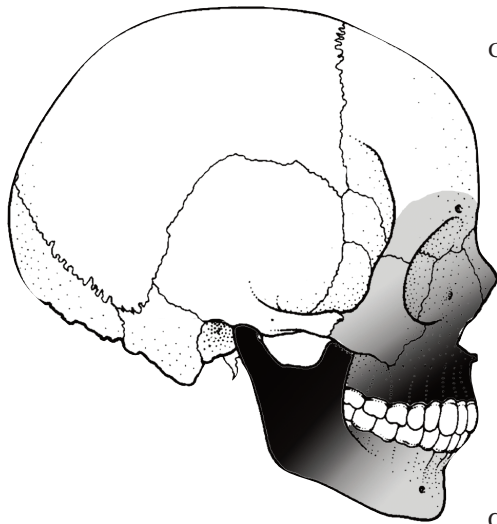
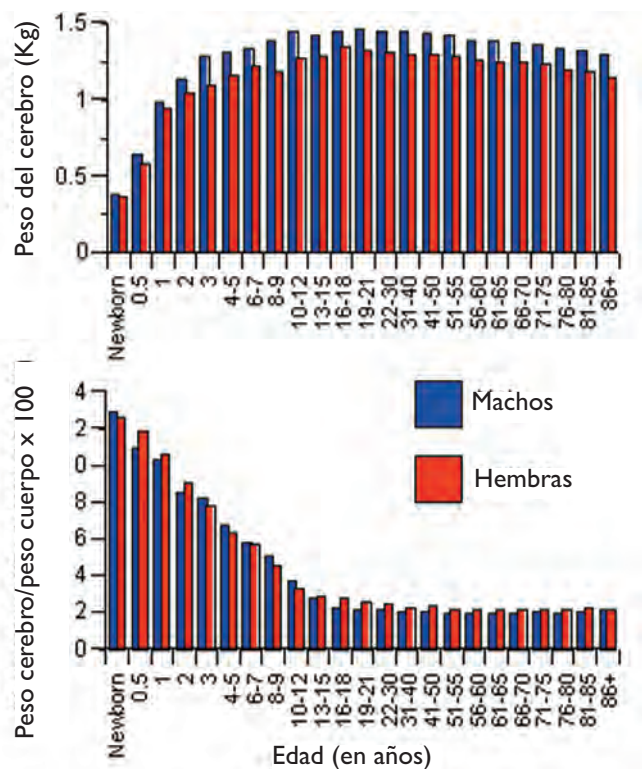
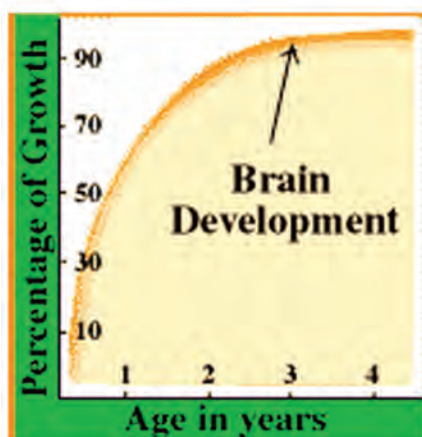


Figura 6.9. La figura muestra el gradiente de variación ontogenética del patrón de modelado óseo de *H. sapiens*. El color negro indica máxima variación y el color gris claro ausencia de variación.

crecimiento sutural. Aunque el cerebro alcanza su máxima tasa de crecimiento a los 4 años de edad, sigue aumentando en peso hasta los 14-15 años debido al desarrollo de nuevas conexiones y su mielinización (Ferrús y Vicario, comunicación personal) (Figura 6.10). Por tanto, a partir de este momento el crecimiento cerebral se detiene, cambiando las dinámicas de crecimiento que ocurren en los inmaduros como consecuencia de la expansión del cerebro. La base del cráneo continúa su crecimiento hasta los 16 años en mujeres y a los 20 años en hombres, que es cuando se produce la fusión de las sincondrosis (Hahn von Dorsche *et al.*, 1999). Otro factor que cambia respecto de los inmaduros es la completa fusión de las suturas craneofaciales que determinan el final del crecimiento sutural (Madeline & Elster, 1995; Björk, 2007). Por tanto, en la etapa adulta el esqueleto facial está completamente fusionado al cráneo y el cerebro, al completar su desarrollo, dejar de ejercer presión que causa el desplazamiento inferior propio de los inmaduros. Ante este nuevo escenario, podemos plantear que los cambios postpuberales que ocurren en el complejo craneofacial implican que el complejo etmomaxilar y la mandíbula no sufren el desplazamiento secundario provocado por el crecimiento cerebral y flexión de la base del cráneo y que el desplazamiento primario es menor que en la etapa inmadura. No obstante, tanto el complejo etmomaxilar como la mandíbula continúan aumentando de tamaño pero las modificaciones postpuberales que tienen lugar se realizan predominantemente en sentido horizontal.

Figura 6.10. Las gráficas de la izquierda muestra que el cerebro alcanza su máxima tasa de crecimiento a los 4 años de edad. Las gráficas de la derecha indican un incremento del peso el cerebro hasta los 14-15 años, debido al desarrollo de nuevas conexiones y su mielinización (Proporcionados por A. Ferrús).



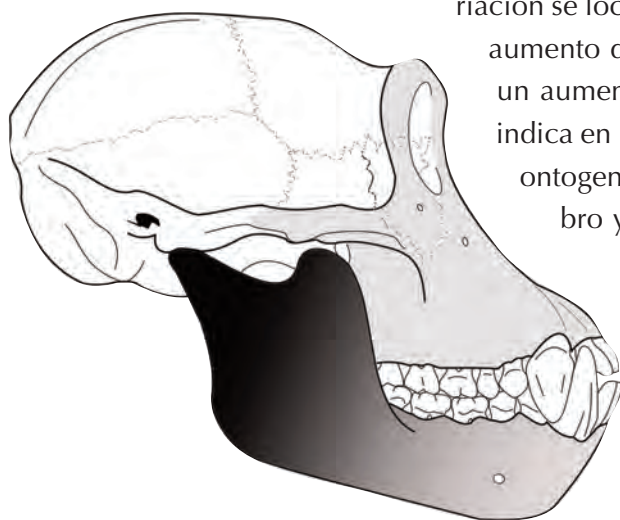
En el esqueleto facial, la fusión de su parte posterior con el neurocráneo significan el fin de los desplazamientos característicos de los individuos inmaduros. Sin embargo, la región anterior de la maxila experimenta cambios postpuberales ya que, aunque el cerebro y la base del cráneo han cesado en su desarrollo, continua el crecimiento de las cavidades nasal y bucal, con las que el hueso maxilar está íntimamente relacionado. En los individuos inmaduros el desplazamiento primario provocado por la formación ósea en las suturas situadas en la parte posterior de la cara permite el incremento de las cavidades nasal y oral. Sin embargo, en los adultos la fusión de las suturas supone el fin de ese crecimiento, haciendo necesario la reorganización del patrón de modelado óseo de la maxila para garantizar el incremento de las cavidades funcionales en relación con el incremento corporal. Esta reorganización consiste en el aumento de la formación de hueso que implica un crecimiento anterior más pronunciado en el adulto que en los inmaduros, caracterizados por el predominio del crecimiento vertical.

En la mandíbula, el gradiente de variación es inverso al observado en el esqueleto facial, es decir, la rama mandibular –la región más próxima a la base del cráneo– muestra más variación en el patrón y la región sinfisaria menos. La mandíbula, al contrario que el esqueleto facial, no está unida físicamente al cráneo a través de suturas, sino que contacta a través del cóndilo de la rama con la fosa temporomandibular de la base del cráneo por medio de la articulación temporomandibular. En los inmaduros, el cuerpo y la rama mandibular crecen lateralmente aumentando su anchura bicondilar paralelamente al aumento de la distancia entre las fosas temporomandibulares conforme crece la base del cráneo y el cerebro. En la etapa adulta, se establece la distancia definitiva entre las fosas temporomandibulares ya que el cerebro ha alcanzado su máximo volumen y las sincondrosis de la base del cráneo se han fusionado. Tras determinarse la anchura bicondilar de la mandíbula se produce una reorganización del patrón de modelado óseo de la rama que causa un crecimiento medial destinado a verticalizar esta región. Paralelamente, la mandíbula sigue creciendo posteriormente, permitiendo la elongación del cuerpo mandibular que junto con el crecimiento de la maxila permiten el incremento de los volúmenes oral y faríngeo. Asimismo, se ha observado que durante la masticación, la mandíbula muestra mayor carga sobre el cuerpo y la rama mandibular (Lieberman *et al*, 2000), hecho que podríamos relacionar con la mayor variación del patrón de modelado óseo en estas regiones. Por el contrario, la estabilidad observada en parte del cuerpo y la región sinfisaria indicaría la conservación del proceso de crecimiento general anteroinferior de la mandíbula.

3. Procesos de crecimiento en *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*

A continuación se abordan los procesos de crecimiento de complejo craneofacial de *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*. Los estudios sobre las dinámicas de crecimiento del complejo craneofacial y sus determinantes son escasos en *Pan troglodytes* y prácticamente inexistentes en *Gorilla gorilla*. Los trabajos encontrados en la literatura analizan distintos aspectos del crecimiento craneofacial de estas especies sobre la base del modelo propuesto por Enlow (1982) para *Homo sapiens* (Johnson *et al.*, 1976; Bromage, 1992; Bastir & Rosas, 2004a; 2004b; Rosas & Bastir, 2004). Del mismo modo y en ausencia de un marco teórico específico para estas dos primates utilizaremos el marco teórico de Enlow para inferir los movimientos ocurridos en el sistema craneofacial y dar una visión integradora de lo que ocurre en el cráneo en su conjunto. Estas dos especies presentan patrones diferentes en inmaduros y adultos que reflejan cambios ontogenéticos en los procesos de crecimiento. Por este motivo, describiremos la variación del patrón de modelado óseo en la ontogenia de cada especie para posteriormente explicar los procesos de crecimiento inferidos a partir de nuestros resultados.

Figura 6.11. Gradiente de variación ontogenética del patrón de modelado óseo de *Pan troglodytes*. El color negro indica máxima variación y el color gris claro ausencia de variación.



En *Pan troglodytes*, inmaduros y adultos difieren fundamentalmente en el patrón de modelado óseo de la mandíbula, mientras que la cara presenta un patrón que se conserva durante el desarrollo (Figura 6.11). Las variaciones ontogenéticas en la mandíbula se distribuyen según un gradiente de manera que las mayores diferencias se registran en la rama mandibular y la superficie lingual del cuerpo, mientras que la menor variación se localiza en la región sinfisaria. Estos cambios suponen un aumento de los campos de reabsorción en la superficie bucal y un aumento de la formación en la superficie lingual, como se indica en la figura adjunta (Figura 6.12). El gradiente de variación ontogenética podría relacionarse con el crecimiento del cerebro y de la base del cráneo. El crecimiento de la base del cráneo aumenta la distancia entre las fosas temporomandibulares, lugar donde la mandíbula entra en contacto con el cráneo a través de la articulación temporomandibular. Cuando el cerebro ha alcanzado su volumen máximo, la base del cráneo detiene su crecimiento y consecuentemente la distancia entre dichas fosas craneales determina la an-

chura bicondilar. Este hecho nos lleva a plantear que la mayor variación observada en la rama mandibular se debe, al igual que ocurre en *Homo sapiens*, al cambio en los vectores de crecimiento para verticalizar esta región mandibular en la etapa adulta una vez establecida la anchura entre las fosas temporomandibulares. Sin embargo, tanto el cuerpo mandibular como la región sinfisaria muestran un patrón de modelado óseo similar en los dos grupos de edad que podríamos relacionar con el crecimiento anterior predominante en la ontogenia de esta especie.

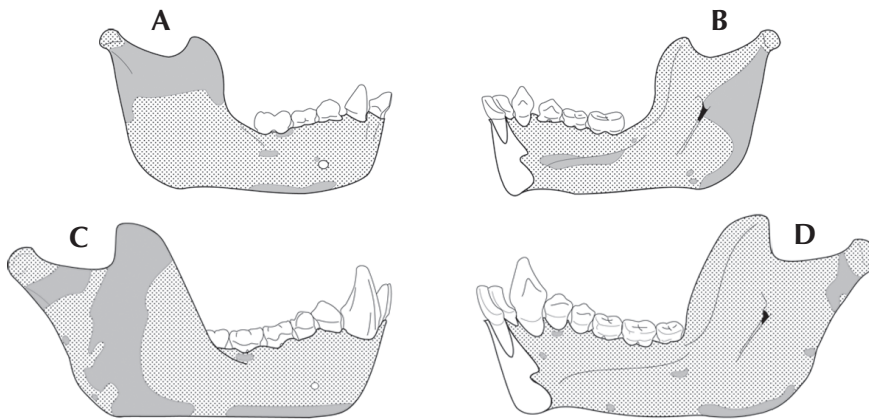


Figura 6.12. Cambios ontogenéticos (inmaduros A y B; adultos C y D) en el patrón de modelado óseo de la mandíbula de *Pan troglodytes*. En la superficie bucal (A y C), aparecen campos de reabsorción en el borde inferior de la región sinfisaria que se continúan en el cuerpo mandibular y se extiende por la rama mandibular describiendo una banda de reabsorción diagonal desde la coronoides hasta el gonion, dejando un campo de reabsorción en el cuello del cóndilo (C). En la superficie lingual (B y D), el campo de reabsorción de la línea milohioidea desaparece en el cuerpo y en la rama de los adultos (D), el campo de reabsorción de la mitad posterior del inmaduro (B) se reduce a campos localizados en el cuello del cóndilo, borde posterior e inferior de la rama en el adulto.

Los patrones de modelado óseo de los gorilas inmaduros y adultos presentan diferencias destacadas en la mandíbula y ciertas variaciones leves en el esqueleto facial (Figura 6.13). En el esqueleto facial se observa un incremento de la reabsorción en la región del cuerpo maxilar que podría relacionarse con la acentuación de caracteres morfológicos como la fosa lacrimal y un surco que discurre desde el foramen infraorbitario hasta el borde inferior nasal. Esta reabsorción podría relacionarse con el predominio del crecimiento vertical y con el menor prognatismo de los gorilas respecto del chimpancé. Por su parte, la mandíbula concentra su mayor variación en la rama mandibular, donde se aprecia un aumento de los campos de reabsorción tanto en la superficie bucal como en la lingual, como se detalla en la Figura 6.14. Al igual que hemos explicado en las especies anteriores, la variación del patrón de la rama podría deberse a su relación con el crecimiento de la base del cráneo y del cerebro, debido al contacto que mantiene con el cráneo a través de la articulación temporomandibular.

De este modo, cuando el cerebro alcanza su volumen máximo, la base del cráneo detiene su crecimiento, determinándose la distancia entre las fosas temporomandibulares. Consecuentemente, la anchura bicondilar

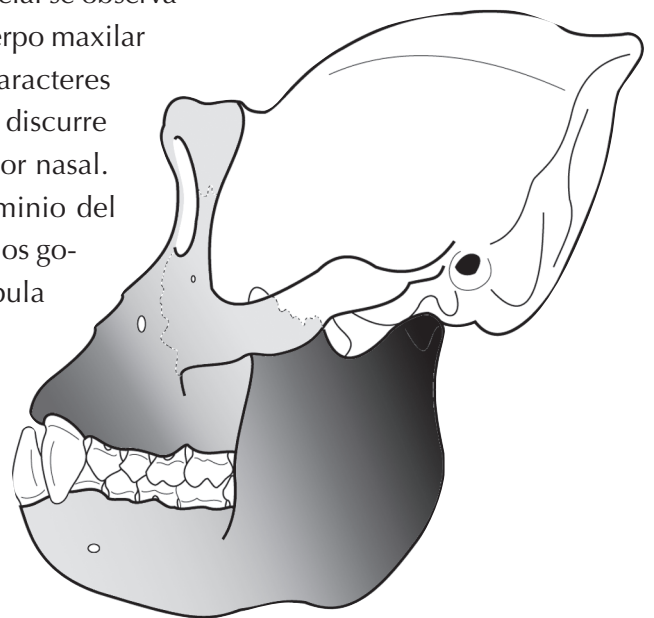
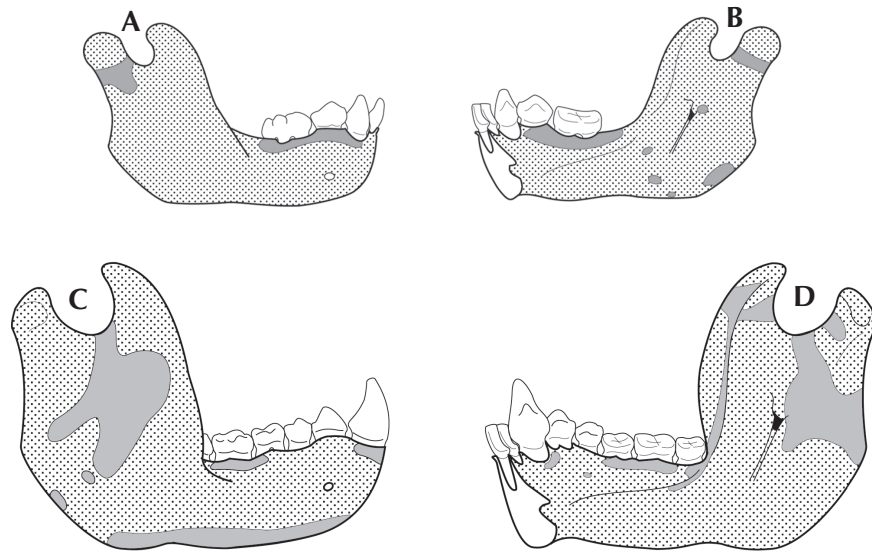


Figura 6.13. Gradiente de variación ontogenética del patrón de modelado óseo de *Gorilla gorilla*. El color negro indica máxima variación y el color gris claro ausencia de variación.

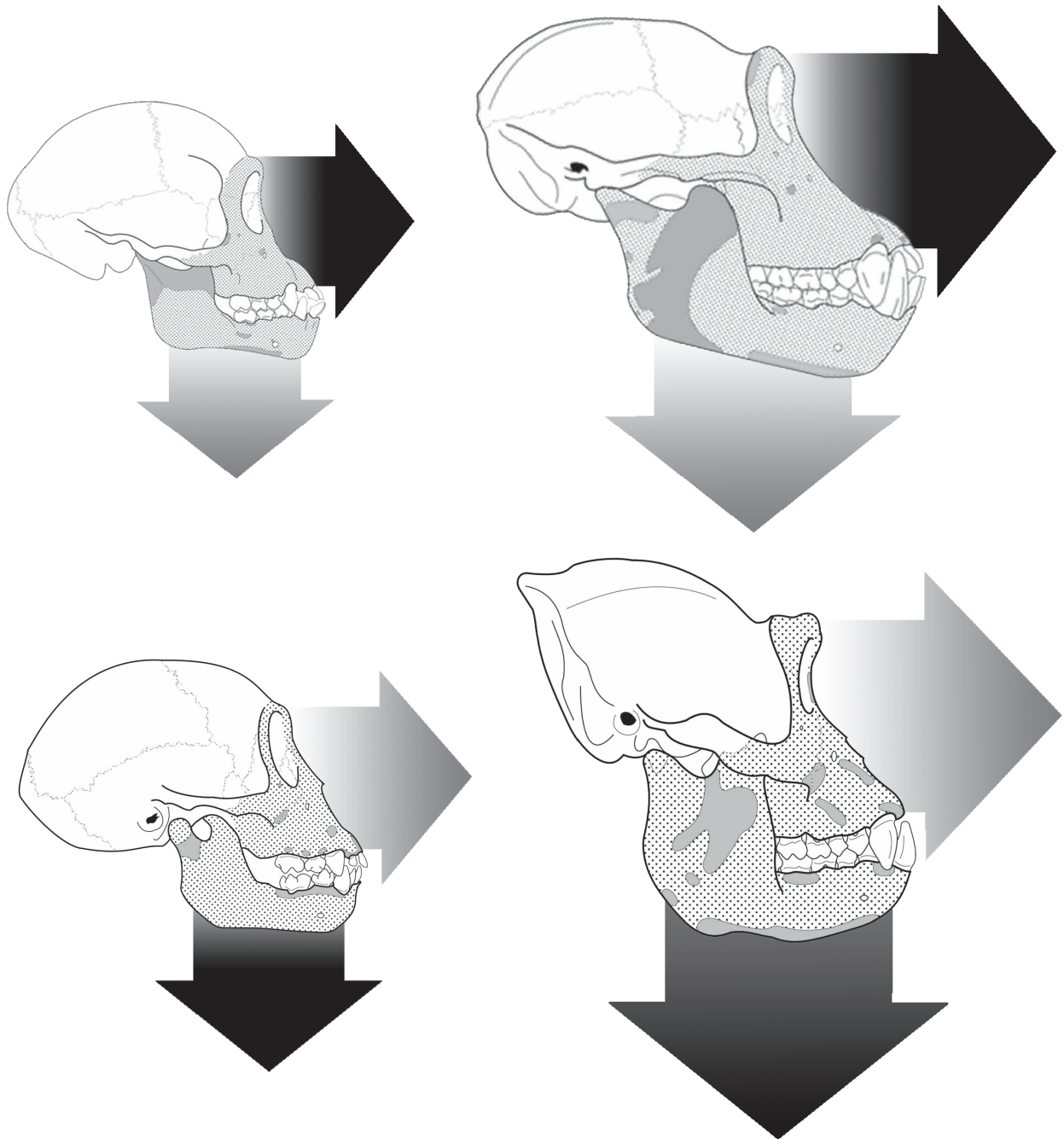
quedaría establecida y el crecimiento lateral de la mandíbula, característico en la etapa inmadura, se reduce y se observa la inversión de campos de modelado óseo en la superficie bucal y lingual que indican el crecimiento medial y la verticalización de la rama. Sin embargo, este proceso no explicaría la presencia del campo de reabsorción situado en la parte media de la región posterior de la rama, inmediatamente por debajo del cóndilo, que parece estar relacionado con un adelgazamiento de esta región en los adultos.

Figura 6.14. Cambios ontogenéticos (inmaduros A y B; adultos C y D) en el patrón de modelado óseo de la mandíbula de *Gorilla gorilla*. En la superficie bucal (A y C), la región sinfisaria en el adulto muestra un campo de reabsorción en el borde inferior de la sínfisis que se continua por el cuerpo hasta alcanzar el borde posterior de la rama (C). Asimismo, en la rama desaparece el campo de reabsorción del cuello del cóndilo y aparece reabsorción desde el borde anterior de la rama hasta el gonion. En el lado lingual, observamos variación en la rama mandibular, donde aparece reabsorción en la cresta endocondílea, en el ápice de la coronoides y en la región posterior al foramen mandibular de los adultos (D).



Una vez analizadas las variaciones ontogenéticas de los patrones de modelado óseo de *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* inferimos los procesos de crecimiento que experimentan. Las dos especies muestran campos formación de hueso que cubren prácticamente por completo la superficie del esqueleto facial y la mandíbula de inmaduros y adultos, indicando el predominio de un vector de crecimiento anteroinferior en el desarrollo. Sin embargo, las magnitudes relativas de los componentes vertical y horizontal son diferentes en cada especie, relacionadas con sus morfologías características (Figura 6.15).

De acuerdo con el modelo de Enlow, el incremento de tamaño del neurocráneo (debido al crecimiento del cerebro y otros tejidos blandos) modula la dirección en la que crece la cara y el desplazamiento primario anterior del esqueleto facial. Al igual que en *Homo sapiens*, en la parte superior de la cara este desplazamiento depende del crecimiento del lóbulo frontal y de su relación con la fosa craneal anterior y las estructuras anatómicas relacionadas con la cavidad orbital (Moss & Young, 1960; Lieberman *et al.*, 2000). No obstante, en *P. troglodytes* y *G. gorilla* la relación espacial del lóbulo frontal con la cavidad orbital difiere de la ob-

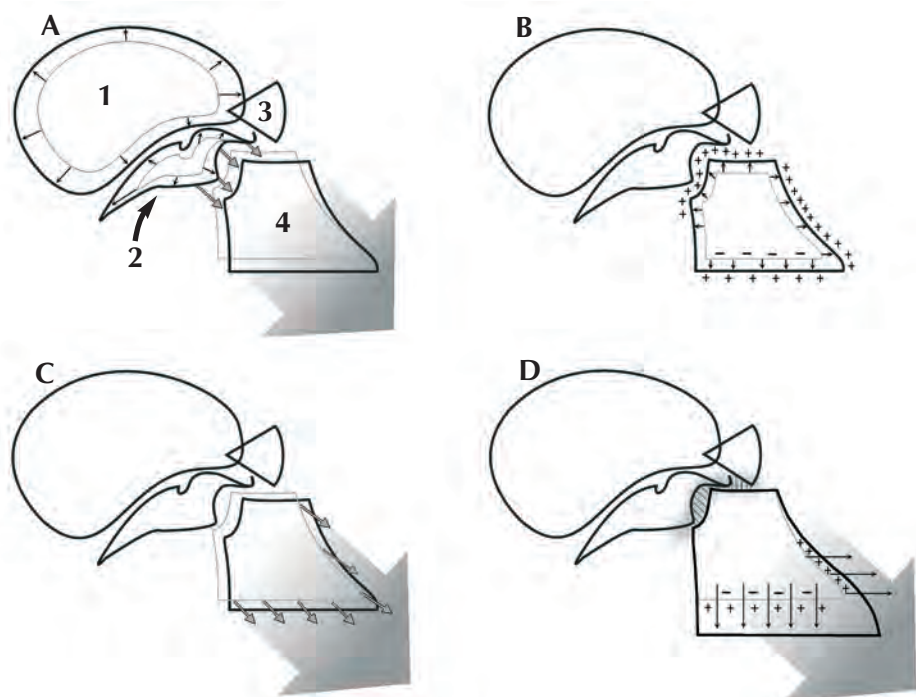


servada en *H. sapiens*, de modo que la órbita se sitúa por delante del lóbulo frontal, mientras que en *H. sapiens* se encuentra en una posición inferior respecto del lóbulo frontal. Como consecuencia, las suturas que contactan la parte posterior de la cara con el cráneo presentan una disposición más vertical de manera que la formación de hueso sutural participaría de forma activa en el desplazamiento anterior de esta región. Tal y como se discutió previamente y de acuerdo con las hipótesis de Shea (1985), esto explicaría la presencia de toro supraorbitario en *Pan* y *Gorilla* y su ausencia en *Homo sapiens*, a pesar de la presencia de formación de hueso en la parte superior de la cara de las tres especies.

Figura 6.15. La figura muestra los componentes horizontal y vertical del crecimiento anteroinferior en la ontogenia de (arriba) *Pan troglodytes* y (abajo) *Gorilla gorilla*. La flecha negra indica el componente predominante.

Por otra parte, el crecimiento del cerebro junto con el aumento de tamaño de la base del cráneo también afecta a la cara media, causando el desplazamiento secundario en sentido inferior del complejo etmomaxilar que se suma al desplazamiento primario y a su propio crecimiento (Figura 6.16). Asimismo, el complejo etmomaxilar experimenta un desplazamiento anterior primario que junto con el crecimiento posterior mediante formación ósea sutural y el crecimiento anterior del esqueleto facial mediante deposición ósea serían responsables del prognatismo facial de los chimpancés y gorilas. Estos dos desplazamientos, inferior y anterior, constituyen los componentes vertical y horizontal respectivamente del vector anteroinferior general de los primates propuesto por Enlow (1982). Además, la maxila muestra una basculación dorsal de su parte anterior (aiorrrinquia) debido a un mayor incremento en altura en la parte posterior (hiperplasia posterior) que en la parte anterior de la maxila (hipoplasia anterior) (Bromage, 1992; Ross & Henneberg, 1995; McCollum & Ward, 1997). La consecuente rotación hacia arriba del plano oclusal se compensa mediante la deriva cortical inferior del paladar (McCollum & Ward, 1997). En este punto, es importante recordar el incremento de los campos de reabsorción que ocurre en la parte anterior de la maxila de los gorilas adultos. Puesto que en esta etapa del desarrollo se ha detenido el crecimiento sutural, el crecimiento anterior de la maxila depende de la presencia de campos de formación en esta región y por tanto la existencia de reabsorción redundaría en un menor crecimiento anterior y por tanto en un menor prognatismo. Este proceso explicaría por qué los chimpancés y gorilas inmaduros muestran un

Figura 6.16. Dibujo esquemático de un cráneo de *Pan troglodytes* donde se observan las interacciones entre el neurocráneo (1), la base del cráneo (2), la cavidad ocular (3) y el complejo etmomaxilar (4). A: El crecimiento del cráneo y de la base del cráneo produce el desplazamiento secundario del complejo etmomaxilar; B: El crecimiento del complejo etmomaxilar en las sutura posteriores y en la parte anterior de la maxila. Asimismo, ocurre un crecimiento vertical por reabsorción en la parte nasal y formación en la parte bucal del paladar; C: Simultáneamente, se produce el desplazamiento primario del complejo etmomaxilar; D: Se detiene el crecimiento sutural en la parte posterior del esqueleto facial y continúa el crecimiento vertical y la formación en la parte anterior del maxilar.



prognatismo similar, mientras que los gorilas adultos son menos prognatos que los chimpancés adultos.

Por último, la mandíbula también presenta un vector anterioinferior debido por un lado, a su desplazamiento secundario provocado por el crecimiento de la base del cráneo y del esqueleto facial y por otro lado, al desplazamiento primario debido al propio crecimiento de la mandíbula. Dentro de este modelo común de crecimiento existen, sin embargo, diferencias tanto en la forma como en el crecimiento de las mandíbulas de *Pan* y *Gorilla* (Humphrey *et al.*, 1999). Por un lado, la mandíbula de chimpancé se caracteriza por un incremento del ángulo mandibular conforme se incrementan la longitud del cuerpo y la altura de la rama. Teniendo en cuenta que el cuerpo maxilar y el mandibular son contrapartes estructurales según el modelo de Enlow (1982), podemos plantear que tanto el aumento del ángulo mandibular como el de la longitud del cuerpo de la mandíbula son causados por el pronunciado crecimiento anterior del esqueleto facial, de modo que la mandíbula crece en el mismo sentido que el esqueleto facial para mantener el plano oclusal. Por el contrario, la mandíbula de los gorilas no presenta un crecimiento longitudinal del cuerpo mandibular tan destacado, probablemente debido al relativo ortognatismo de la parte anterior del esqueleto facial. También es destacable la gran diferencia de anchura de la rama de ambas especies, que se alcanza en el crecimiento por un predominio de los campos de formación ósea en la rama de los gorilas frente al predominio de los campos de reabsorción en los chimpancés. Considerando que la rama mandibular, la fosa craneal media y el espacio faríngeo son contrapartes (Enlow, 1982), el crecimiento de la rama mandibular debería ser similar al crecimiento horizontal de la fosa craneal media para mantener el equilibrio funcional del espacio faríngeo. Finalmente, las mandíbulas de estas dos especies también difieren en su crecimiento vertical, mucho mayor en gorilas que en chimpancés. Esta diferencia se debe al desplazamiento secundario anteroinferior de la mandíbula en los gorilas junto con un rápido crecimiento de la rama mandibular que junto con el desplazamiento primario inferior de la mandíbula acentúa el componente vertical del crecimiento.

Del mismo modo que en *Homo sapiens*, el desarrollo craneofacial de los individuos adultos de *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* ocurre bajo condiciones diferentes a las de los inmaduros: el cerebro ha alcanzado su volumen total, no se observa ni flexión ni crecimiento de la base del cráneo y las suturas craneofaciales se han fusionado por completo. Como consecuencia, la anchura entre las fosas temporomandibulares se establece y a su vez se determina la anchura bicondilar de la mandíbula. Asimismo,

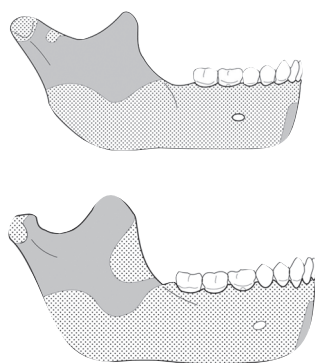
los cambios ocurridos en la maduración suponen el predominio del crecimiento anterior del esqueleto facial y la mandíbula. Sin embargo, en estas especies los individuos inmaduros y adultos muestran un patrón de modelado óseo similar, a diferencia de lo que ocurre en *H. sapiens*. De este modo, el modelo de crecimiento muestra un componente horizontal durante el desarrollo que podría acentuarse en la etapa adulta.

4. Procesos de crecimiento en *Homo heidelbergensis* y *Homo neanderthalensis*

Las muestras fósiles analizadas en esta tesis corresponden a mandíbulas de *H. heidelbergensis* procedentes de Atapuerca-SH y de *H. neanderthalensis* de El Sidrón. La interpretación de los patrones de modelado óseo de estas muestras en el marco teórico propuesto por Enlow (1982) nos permite plantear un modelo de crecimiento basado en el vector general anteroinferior del esqueleto facial y la mandíbula.

Homo heidelbergensis

Figura 6.17. Los patrones de modelado óseo de los individuos inmaduros (arriba) y adultos (abajo) muestran la aparición de un campo de formación de hueso en el borde anterior de la rama y la desaparición del campo de formación en el cuello del cóndilo.



Los patrones de modelado óseo de las mandíbulas estudiadas indican la presencia de un vector de crecimiento lateral del cuerpo y la rama mandibular, así como el crecimiento superior del cóndilo y el crecimiento anterior de la mandíbula en general conforme crece el cuerpo. Este modelo de crecimiento general presenta, no obstante, variaciones asociadas con la edad de los ejemplares. Los cambios principales se localizan fundamentalmente en la superficie lingual del cuerpo y en la superficie bucal de la rama mandibular, indicando una mayor variación del patrón de modelado óseo en la rama y menor en la región sinfisaria (Figura 6.17). Por un lado, en la superficie lingual del cuerpo, el campo de reabsorción del componente alveolar que ocupa la región del canino, premolares y molares en los ejemplares inmaduros se reduce a la región molar en los adultos. Este cambio indica que el conjunto de la arcada mandibular se amplía mediante un crecimiento lateral en los inmaduros, mientras que en la etapa adulta dicha ampliación se restringe a la región posterior. Este campo de reabsorción podría relacionarse con la gran anchura de la parte anterior de la mandíbula, una característica observada también en los neandertales clásicos (Trinkaus, 1983; Stringer *et al.*, 1984; Rosas, 1995a; b). La combinación de formación ósea en la sínfisis y parte anterior del cuerpo junto con el crecimiento lateral del resto del cuerpo mandibular mediante reabsorción lingual permitiría el incremento en anchura de la región sinfisaria. El gran diámetro mesiodistal de la dentición anterior de los homínidos europeos también podría inscribirse en este contexto (Ber-

múdez de Castro, 1986). Así el crecimiento lateral del cuerpo incrementaría la anchura de la sínfisis de modo que se produce un incremento del espacio alveolar y consecuentemente mayores espacios interdentes. Durante el crecimiento craneofacial se produce un reajuste del alineamiento dental y ocurre una deriva mesial de la dentición (Enlow, 1982) que en el caso de las mandíbulas de Atapuerca-SH es intensa como refleja la inclinación de las raíces de los dientes (Rosas *et al.*, 2006).

Por otro lado, en la superficie bucal de la rama de los adultos aparece un campo de formación en el borde anterior y campo de formación de la parte anterior del cuello del cóndilo se transforma en un campo de reabsorción. Estos cambios podrían indicar que durante el desarrollo primero existe un predominio de la apertura de la arcada mandibular, probablemente debido al crecimiento de los dientes y al crecimiento de la base del cráneo y por tanto, el aumento de la distancia entre las fosas temporomandibulares. Posteriormente, cuando los molares han erupcionado y la base del cráneo ha detenido su crecimiento, se produce la rotación hacia delante (en sentido de las agujas del reloj) de la rama, disminuyendo el ángulo mandibular e incrementado la altura de la rama y del cuerpo mandibular.

El conjunto de esta información no permite confirmar la existencia de un vector de crecimiento anteroinferior tal y como predice el modelo de Enlow (1982) ni determinar la importancia de sus componentes vertical y horizontal. No obstante, el patrón de las mandíbulas de *H. heidelbergensis* resulta congruente con el modelo de crecimiento anteroinferior del esqueleto facial propuesto por Enlow (1982). De hecho, este vector de crecimiento anteroinferior ha sido observado en la población de *H. heidelbergensis* de Atapuerca-SH (entre los especímenes estudiados se encuentran algunos analizados en esta tesis AT-605, AT-950, AT-2193 y AT-3888) mediante estudios de morfometría geométrica (Rosas & Bastir, 2004). Podemos, por tanto, aceptar la existencia de este vector de crecimiento, que se produce paralelamente al crecimiento superior del cóndilo para mantener el contacto con el cráneo a través de la articulación temporomandibular y al crecimiento anterior de la mandíbula que se observa de forma destacada en la arcada mandibular. También se aprecia un crecimiento lateral del cuerpo mandibular y un crecimiento medial de la rama mandibular. Este último proceso podría estar relacionado con el mantenimiento de la anchura bicondilar tras el cese del desarrollo de la base del cráneo, cuando queda establecida la distancia entre las fosas temporomandibulares.

Homo neanderthalensis

El patrón de modelado óseo de la mandíbula de *Homo neanderthalensis* de El Sidrón corresponde a un adulto por lo que no podemos conocer si existe o no variación ontogenética. Debido a la ausencia de datos sobre la región sinfisaria y del esqueleto facial carecemos de información que nos permita confirmar la existencia del vector anteroinferior característico del crecimiento de los primates según Enlow (1982). Sin embargo, el análisis por morfometría geométrica de una muestra de Neandertales (en el que se incluye los especímenes Mandíbula1, Mandíbula2 y Mandíbula3 de El Sidrón analizados en esta tesis) ha confirmado dicho vector de crecimiento en el esqueleto facial y la mandíbula de esta especie (Bastir *et al.*, 2007). Por tanto, podemos suponer que la mandíbula neandertal estudiada en esta tesis también presenta un crecimiento anteroinferior. Junto a este crecimiento el patrón de modelado óseo obtenido indica un destacado crecimiento lateral que causaría el aumento de la anchura a nivel del cuerpo y de las ramas mandibulares. El patrón obtenido en esta tesis muestra semejanzas y diferencias con los campos de modelado óseo propuestos por Ponce de León y Zollikofer (2001) a partir de los datos procedentes del análisis de morfometría geométrica de 16 especímenes de *H. neanderthalensis*. En dicho trabajo, Ponce de León y Zollikofer (2001) proponen que en la etapa fetal y en los individuos infantiles se observan campos de reabsorción en la superficie lingual del cuerpo, coincidiendo con nuestros resultados. Sin embargo, estos autores proponen que la superficie bucal de la rama presenta campos de reabsorción, mientras que nuestros datos muestran campos de formación ósea. La presencia de estos campos de formación de hueso en la superficie bucal de la rama podría estar relacionada con el incremento de la altura de la rama mandibular como se ha determinado en los estudios de morfometría geométrica (Bastir *et al.*, 2007). Los datos procedentes de estos trabajos también proponen que la mandíbula neandertal se caracteriza por un mayor crecimiento anteroposterior y un menor crecimiento mediolateral (Ponce de León & Zollikofer, 2001; Bastir *et al.*, 2007). Desgraciadamente, lo fragmentario de la muestra nos impide evaluar esta propuesta si bien nuestros patrones de modelado óseo indican un fuerte crecimiento lateral del cuerpo y la rama mandibular.

5. Variaciones ontogenéticas en el patrón de modelado óseo y el modelo de crecimiento de Enlow

La información obtenida a partir del análisis de las series ontogenéticas de primates estudiados en esta tesis no sólo nos ha permitido determinar el modelo de crecimiento de dichas especies, sino que además nos ha permitido estudiar la variación ontogenética de los patrones de modelado

óseo. Como se ha explicado en detalle anteriormente, el modelo de Enlow se basa en patrones de modelado óseo de individuos inmaduros, con edades comprendidas entre 1 y 13 años (Enlow & Harris, 1964; Kurihara *et al.*, 1980; Enlow, 1982; Hans *et al.*, 1995). Enlow y colaboradores emplearon estos patrones para analizar los procesos de crecimiento postnatal del complejo craneofacial y generar su modelo de crecimiento para *Homo sapiens* y el resto de primates. Por tanto, en la elaboración del modelo para todo el desarrollo postnatal, Enlow asume implícitamente que los patrones obtenidos a partir de los individuos inmaduros se conservan también durante la etapa adulta. No obstante, la ausencia de series ontogenéticas de patrones de modelado óseo incluyendo individuos adultos de *H. sapiens* u otros primates no había permitido contrastar esta hipótesis hasta la fecha. Los patrones de inmaduros y adultos de *Homo sapiens*, *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* obtenidos en esta tesis demuestran la existencia de cambios ontogenéticos. En algunas especies las diferencias entre inmaduros y adultos es mínima, como en el esqueleto facial de chimpancés o gorilas, mientras que en otras especies, como en *Homo sapiens*, se observa un gran cambio en la distribución de los campos de crecimiento.

La variación ontogenética del patrón de modelado óseo puede considerarse hasta cierto punto lógica. Según explica Enlow, las dinámicas de crecimiento del complejo craneofacial de *Homo sapiens* (y por extensión, del resto de los primates) están regidas principalmente por el crecimiento del cerebro, que provoca directamente el crecimiento del neurocráneo e indirectamente los crecimientos y desplazamientos de la base del cráneo y el viscerocráneo. Casi todo este crecimiento se realiza mediante depósito de hueso en las suturas craneales (crecimiento sutural). Sin embargo, entre los 13 y 15 años nuestro cerebro deja de crecer y en la pubertad el crecimiento cesa prácticamente en la mayor parte de las suturas (antes de los 18 años; Björk, 2007; Madeline & Elster, 1995) quedando fusionadas las sincondrosis de la base del cráneo. Es decir, a partir de los 15 a 18 años nos encontramos ante un escenario completamente diferente, en el cual las principales presiones y mecanismos que dirigían el crecimiento craneofacial previamente han dejado de actuar. Sin embargo, el crecimiento del organismo continúa y sigue siendo necesario mantener un equilibrio estructural y funcional que garantice la conservación de los espacios funcionales (cavidades nasal, oral y faríngea) y de planos como el oclusal o el eje horizontal neutral. Como consecuencia, el crecimiento de los componentes estructurales del complejo craneofacial puede verse obligado a cambiar para adaptarse a este nuevo escenario, empleando para ello el mecanismo de modelado óseo.

Las variaciones ontogenéticas del patrón de modelado óseo pueden suponer, que a la hora de inferir un modelo de crecimiento para determinadas especies, resulte imprescindible conocer los patrones de distintas etapas del desarrollo. El empleo del patrón de un individuo inmaduro o de un adulto permitiría caracterizar el crecimiento del sistema craneofacial de esa etapa, pero podemos cometer errores si lo proyectamos a todo el desarrollo de la especie. Estos posibles errores se pueden ilustrar con los datos de *Homo sapiens*. En primer lugar, inferir los procesos de crecimiento de nuestra especie a partir del patrón de individuos adultos supondría asumir que la región anterior de la maxila está caracterizada a lo largo de toda la ontogenia por la formación ósea. A partir de este patrón general sería necesario invocar procesos muy complejos que justificarán el característico ortognatismo de nuestra especie cuando toda el área implicada está creciendo anteriormente del mismo modo que ocurre en chimpancés y gorilas. Por el contrario, si empleamos únicamente el patrón de modelado de ejemplares inmaduros es posible que los errores de interpretación sean menores o incluso irrelevantes. Es decir, puesto que la mayor parte del crecimiento ocurre antes de la madurez, puede que la falta de información acerca de los cambios en el proceso de crecimiento acaecidos posteriormente sólo implique la pérdida de pequeños detalles. Sin embargo, no se puede excluir la posibilidad de perder información ciertamente relevante. En *Homo sapiens*, la sustitución de los campos de reabsorción de la maxila por campos de deposición indican que el crecimiento anterior de esta región en los adultos, necesario para conservar los espacios bucal y nasal, no sólo se produce por crecimiento posterior del complejo maxilar y su desplazamiento primario anterior sino que el maxilar también crece anteriormente por deposición ósea en su superficie anterior.

En resumen, nuestros resultados ponen de manifiesto que los procesos de crecimiento no son uniformes sino que dependen del desarrollo y maduración de las distintas partes que conforman el sistema craneofacial y de las interacciones entre ellas. Y, por tanto, que la variación en la distribución de los campos de crecimiento no es sino un reflejo de la complejidad del proceso de crecimiento. En este mismo sentido es preciso señalar que la estabilidad observada en los patrones de modelado óseo de algunas especies sólo puede calificarse como de relativa. Hasta el momento, los patrones de modelado óseo muestran únicamente el tipo de actividad celular que cubre el tejido óseo analizado pero no nos informan acerca de la magnitud del crecimiento. Por tanto es posible que ocurran variaciones ontogenéticas no detectadas en esta tesis que se circunscriban a cambios en la tasa de crecimiento. El desarrollo de una

metodología que permita analizar la tasa de actividad de los tipos celulares resulta por tanto prioritario a la hora de caracterizar el crecimiento óseo y establecer sus cambios ontogenéticos. En la presente tesis, se muestra un estudio preliminar de la velocidad de formación ósea (ver Capítulo 8, página 339).

CAPÍTULO 7

Evolución de los patrones de modelado óseo en los primates

Una vez establecidos los patrones de modelado óseo de las especies fósiles y actuales analizadas en esta tesis y estudiado los procesos de crecimiento asociados a estos patrones, en este capítulo se procederá a analizar los cambios que experimentan durante la evolución de los primates. Con objeto de completar estos análisis se ha incorporado a la información obtenida en esta tesis, la de otros primates fósiles –*Australopithecus* y *Paranthropus*– y la de varios cercopitécidos actuales –*Macaca mulatta*, *Macaca fascicularis*, *Cercocebus atys* y *Procolobus verus*– proveniente de estudios histológicos previos. Este capítulo se inicia con una comparación detallada de los patrones de modelado de todas estas especies. Posteriormente analizaremos la evolución de los patrones de modelado óseo de los primates, considerando en detalle la línea filogenética neandertal.

1. Comparación de los patrones de modelado óseo

En este primer apartado se comparan los patrones de modelado óseo de la mandíbula de las especies fósiles *Homo heidelbergensis* y *Homo neanderthalensis* y del esqueleto facial y la mandíbula de las especies actuales *Homo sapiens*, *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* con los obtenidos en trabajos previos (ver Tabla 7.1). Las similitudes y diferencias en la distribución de los campos de formación y reabsorción ósea se analizarán en detalle en el esqueleto facial y la mandíbula, considerando a los inmaduros y adultos independientemente, es decir, como si se trataran de patrones distintos y no la variación del patrón específico en el desarrollo. Finalmente, procederemos a comparar los cambios ontogenéticos ocurridos en el PMO de las distintas especies.

Tabla 7.1. Especies de primates de las que se ha obtenido el patrón de modelado óseo del esqueleto facial y la mandíbula. H: Hembra; M: Macho; RAR: Réplicas de Alta Resolución; MEB: Microscopio Electrónico de Barrido; CH: Cortes Histológicos; MO: Microscopio Óptico.

*Los patrones de *Paranthropus* y *Australopithecus* provienen de información de varias especies (ver comentarios en el texto).

Especie	N/sexo/edad	Región anatómica estudiada	Trabajo/Autores	Metodología
<i>Macaca fascicularis</i>	2 H (1 inmaduro + 1 adulto)	Esqueleto facial	O'Higgins et al. (1991)	RAR+ MEB
<i>Macaca mulatta</i>	11 inmaduros	Esq. facial + Mandíbula	Enlow (1966a)	CH + MO
	8M + 7H 13 inm + 2 ad.	Esqueleto facial	Wealthall (2002)	RAR + MEB
<i>Cercocebus atys</i>	4 inmaduros	Esqueleto facial	O'Higgins et al. (1991)	RAR + MEB
<i>Procolobus verus</i>	3H adultos	Esq. facial + Mandíbula	Walters & O'Higgins (1992)	RAR + MEB
<i>Paranthropus</i> *	15 inmaduros	Esq. facial + Mandíbula	Bromage (1989)	RAR + MEB
<i>Australopithecus</i> *	8 inmaduros	Esq. facial + Mandíbula	Bromage (1989)	RAR + MEB
<i>Homo sapiens</i>	12 inmaduros	Esqueleto facial	Enlow (1975; 1982)	CH + MO
	25 jóvenes (4-12 años)	Mandíbula	Enlow & Hans (1964)	

Con objeto de facilitar la comprensión de las comparaciones con las especies analizadas en estudios previos se incluye una breve descripción de sus patrones de modelado óseo en el Cuadro 7.1.

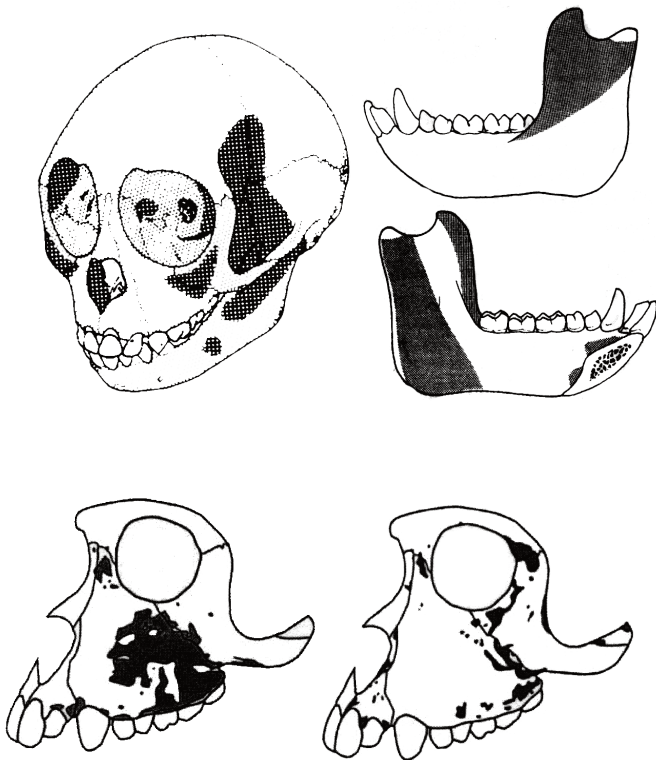
Antes de proceder a las comparaciones es necesario señalar varios aspectos de los patrones de cuatro de las especies, *Pan troglodytes*, *Macaca mulatta*, *Procolobus verus* y *Homo sapiens*. En el caso de *Pan*, Johson et al. (1976) estableció los patrones de las mandíbulas a partir de cuatro individuos que

Cuadro 7.1. Patrones de modelado óseo de la especie estudiadas en trabajos previos (en la página siguiente).



***Macaca fascicularis* (macaco cangrejero)**

El esqueleto facial presenta la superficie cubierta por campos de formación de hueso. En esta especie, la reabsorción se localiza en la región de la sutura cigomáticomaxilar y en la parte anterior del morro u hocico (O'Higgins et al., 1991).



***Macaca mulatta* (macaco rhesus)**

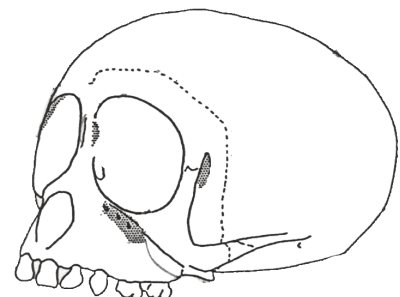
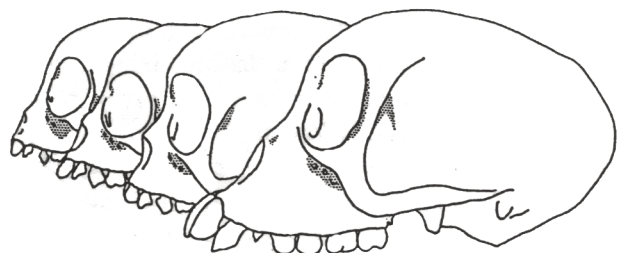
Según Enlow (1963; 1966a; 1982; arriba), el esqueleto facial presenta campos de formación de hueso por toda la superficie y un campo de reabsorción en la parte anterior del hueso cigomático. La mandíbula se caracteriza por la presencia, en la superficie bucal de la rama mandibular, de campos de reabsorción de hueso que se extienden por la apófisis coronoides hasta el cuello del cóndilo. La superficie lingual muestra reabsorción en la región sinfisaria, por encima y por debajo (en la fosa geni), y en la rama mandibular, en el área del borde anterior de la rama y en la región posterior situada por detrás del foramen mandibular, desde el cuello del cóndilo hasta el borde inferior de la rama, contactando con el cuerpo mandibular.

Según Wealthall (2002; abajo), los patrones de individuos adultos muestran un patrón muy diferente entre ellos.



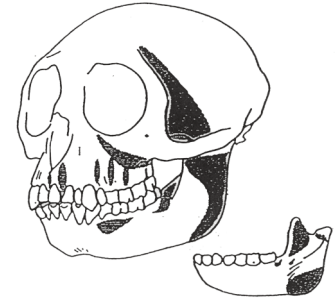
***Cercopithecus atys* (mangabey fuliginoso)**

El esqueleto facial muestra gran parte de la superficie cubierta por campos de formación de hueso. Los campos de reabsorción se localizan en la región del foramen infraorbital junto a la sutura cigomático maxilar, en la constricción postorbitaria, en la parte superolateral interna de la órbita y en la región nasal próximo al etmoides (O'Higgins et al., 1991).

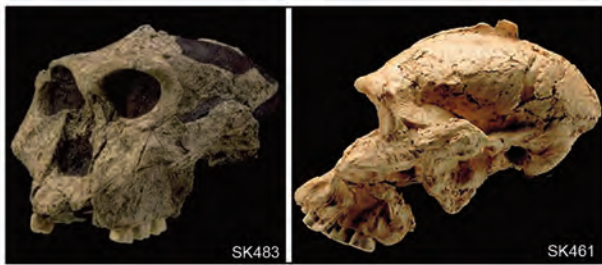


Procolobus verus (colobo olivo)

En esta especie, Walters & O'Higgins (1992) analizaron los cambios en el patrón de modelado óseo según el desgaste dentario comparando tres individuos con distinto patrón de desgaste. Los tres presentaban campos de formación

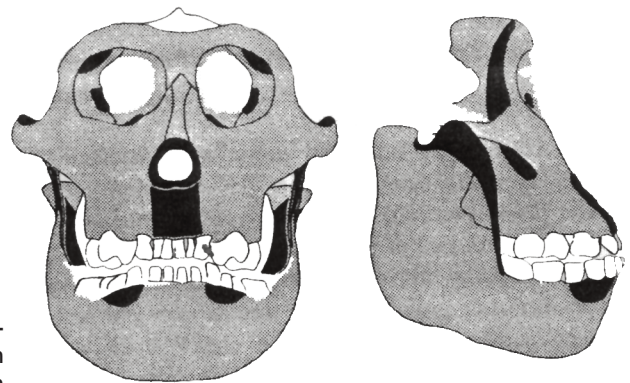


ósea en el toro supraorbitario y la región nasal. Sin embargo, la extensión de los campos de reabsorción ósea difiere considerablemente entre ellos debido al desgaste dental. El individuo I, con un moderado desgaste de los incisivos, puede considerarse el más representativo del patrón general de la especie. Este individuo presenta campos de reabsorción de hueso en la fosa maxilar y en el componente alveolar en los surcos interalveolares de la premaxila y la maxila. En la mandíbula la superficie bucal del cuerpo mandibular muestra reabsorción en el componente alveolar por debajo de los premolares, en el área posterior del tercer molar y, en la rama, en la parte superior de la apófisis coronoides, el borde posterior de la rama y el borde del gonion.



Paranthropus

El esqueleto facial presenta un patrón de modelado óseo caracterizado por el predominio de los campos de formación de hueso que cubren casi toda la superficie. Destaca un campo de reabsorción en la parte anterior de la cara por debajo del orificio nasal. La mandíbula presenta un predominio de los campos de formación de hueso. Los campos de reabsorción se localizan en el espacio retromolar y en el borde anterior de la rama, en el cuello del cóndilo (Bromage, 1989).



Australopithecus

El patrón de modelado óseo de *Australopithecus* se caracteriza por el predominio de los campos de formación de hueso que cubren todo el esqueleto facial. La reabsorción se restringe a un pequeño campo localizado en la parte media del borde lateral de la órbita, en el borde lateral y en el lacrimal de la órbita y en la región nasal. La mandíbula también se caracteriza por el predominio de los campos de formación ósea, mientras que los campos de reabsorción se localizan en el espacio retromolar, en la base del borde anterior de la rama, a lo largo del borde anterior y la escotadura mandibular, en la superficie anterior y medial del cóndilo (Bromage, 1989).



son similares a los obtenidos en esta tesis (ver apartado de esta especie del Capítulo 5). Puesto que en esta tesis se han estudiado un mayor número de especímenes tomamos como referencia el patrón que hemos elaborado. En el caso de *Macaca mulatta* contamos para el esqueleto facial con los patrones obtenidos mediante cortes histológicos (Enlow, 1963; 1982) y los obtenidos mediante la elaboración de réplicas de alta resolución y su observación con MEB (Wealthall, 2002). Sin embargo, existen diferencias entre estos trabajos. Por un lado, Enlow (1966a) establece un patrón de modelado óseo común a partir de 11 individuos inmaduros, mientras que Wealthall (2002) obtiene los patrones de 9 individuos entre inmaduros (con dentición decidua), jóvenes (dentición mixta decidua-permanente) y adultos (dentición permanente). Por otro lado, aunque los patrones de los individuos inmaduros son similares, existen ciertas diferencias en la localización y extensión de los campos de reabsorción ósea en ambos estudios. Para incorporar toda la información de estos estudios, emplearemos el patrón propuesto por Enlow (1963; 1982) para caracterizar los individuos inmaduros —aunque aludiremos puntualmente a los datos de Wealthall (2002)— y los patrones de Wealthall (2002) para caracterizar a los adultos. En el caso de *Procolobus verus*, el trabajo realizado por Walters y O'Higgins (1992) analiza los cambios en el patrón de modelado óseo según el desgaste dentario, mostrando los efectos sobre el patrón de modelado óseo del esqueleto facial. Por esta razón, los resultados del trabajo de Walters y O'Higgins (1992) no permiten establecer el patrón de modelado óseo común de la especie, si bien podríamos considerar, para la comparación con otras especies, que las áreas que permanecen constantes en los tres individuos forman parte de su patrón específico. Finalmente, en el caso de *Homo sapiens* disponemos de los patrones obtenidos en esta tesis y del obtenido por Enlow (1982). Al igual que hemos procedido con *Macaca mulatta* emplearemos nuestro patrón y el de Enlow para caracterizar a los inmaduros y nuestros datos para los adultos.

Por otra parte, es importante señalar que el patrón de modelado óseo propuesto por Bromage (1989) para *Australopithecus* es una combinación de los patrones obtenidos a partir de fósiles de *A. africanus* procedentes de los yacimientos Makapansgat (MLD2), Taung y Sterkfontein (Sts 2 Sts 24+24a, Sts57, Sts52 y Stw59) en Sudáfrica y de *A. afarensis* procedentes de Hadar (Etiopía; AL333-105) y Laetoli (Kenia; LH2 y LH21). Asimismo, el patrón de *Paranthropus* descrito por este mismo autor fue fruto de combinar los datos de 14 ejemplares de *P. robustus* procedentes de Swartrans en Sudáfrica (SK841a, SK438, SK64, SK66, SK3978, SK62, SK61, SK63, SK25, SK55B, SK843, SK47, SK52 y SK13/14) y 1 ejemplar de *P. boisei* procedente de Turkana (Kenia; KNM-ER1820).

Los patrones de modelado óseo de los primates comparados son, a grandes rasgos, muy similares. Las diferencias más destacables se localizan en la parte anterior de la maxila y en la rama mandibular (Figura 7.1), siendo *Homo sapiens* la especie que presenta mayores diferencias con respecto al resto de los primates. En las especies estudiadas, el esqueleto facial se caracteriza por el predominio de los campos de formación ósea que cubren gran parte de su superficie. La comparación del mapa de actividad celular de la cara de estos primates nos permite observar una destacada similitud entre estas especies, excepto con *Homo sapiens* y *Paranthropus*. En el caso de los primates no humanos y de los homínidos fósiles *Australopithecus*, dicha similitud consiste en la presencia de campos de formación de hueso que se extienden por toda la superficie del esqueleto facial. Por el contrario, el esqueleto facial de los *Paranthropus* y de los humanos modernos, tanto la muestra estudiada por Enlow como la muestra analizada en esta tesis, presenta un gran campo de reabsorción en la parte anterior de la maxila. En la mandíbula se aprecia una gran variabilidad de los patrones de modelado óseo, teniendo cada especie su propio patrón. Las diferencias entre especies se concentran fundamentalmente en la rama mandibular, mientras que la sínfisis y el cuerpo muestran generalmente un predominio de la formación ósea. En lo concerniente a las variaciones ontogenéticas del patrón de modelado óseo, los datos indican que apenas se aprecian diferencias en el esqueleto facial excepto en el caso de *Homo sapiens* que muestra una característica variación del patrón de la maxila. En el caso de la mandíbula, todas las especies presentan una gran variación ontogenética del patrón en la rama mandibular, mientras que el patrón de la sínfisis y el cuerpo generalmente se conserva. Además de esta comparación general, una comparación por regiones anatómicas permite identificar semejanzas y diferencias de los patrones de modelado óseo en las distintas especies. Esta comparación en detalle se realiza a continuación comenzando por el esqueleto facial.

La región del **toro supraorbitario** muestra formación de hueso en todas las especies analizadas, tanto en las especies estudiadas en esta tesis – *Homo sapiens*, *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* –, como en las especies de primates actuales y fósiles estudiadas en trabajos previos. Sin embargo, hay que destacar la presencia de un pequeño campo de reabsorción en la zona de contacto del arco superciliar con la glabella en *Homo sapiens* (adulto); en la parte central de la glabella en *Procolobus verus* (Individuo 3; Walters & O'Higgins, 1992); y en *Macaca mulatta* (Wealthall, 2002) en la parte superior de la glabella (Individuo F2) y en el arco superciliar en la parte próxima a la sutura frontocigomática (Individuo F7).

Comparación general

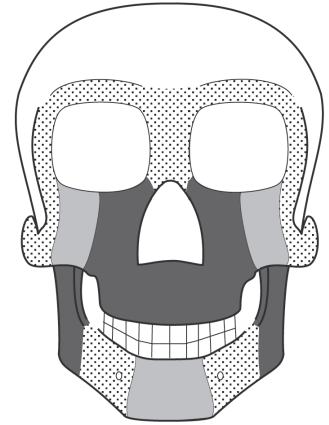


Figura 7.1. Áreas comunes de formación ósea (punteadas) en las especies analizadas. En color gris, las áreas con diferencias entre especies (zonas más variables en gris oscuro y menos variables en gris claro).

Comparación de los patrones de modelado óseo del esqueleto facial

La **constricción postorbitaria** muestra una gran variabilidad en la distribución de los campos de modelado óseo tanto intra- como interespecíficamente. En general, observamos que las especies *Homo sapiens*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, *Macaca mulatta* (Enlow, 1982) y *Cercocebus atys* presentan un patrón similar caracterizado por la presencia de campos de reabsorción ósea en la región de la convexidad, mientras que las superficies de formación de hueso se localizan en el área de las suturas frontocigomática y esfenofrontal y esfenocigomática. Por el contrario, los patrones de modelado óseo de *Australopithecus* y *Paranthropus* muestran un patrón sencillo en el que la constricción postorbitaria presenta formación de hueso y reabsorción, respectivamente (Bromage, 1989).

La **región nasal** –huesos nasales y apófisis frontal del maxilar– de todas las especies se caracteriza por la presencia de campos de formación de hueso. No obstante, se observa cierta variabilidad consistente en la aparición de campos de reabsorción que afectan en mayor grado a la apófisis frontal del maxilar que a los huesos nasales. En los huesos nasales, todas las especies presentan campos de formación ósea, aunque determinados individuos de *H. sapiens* analizados en la presente tesis (126, 100A, 92, 98, 144 y 52) y de *M. mulatta* (M4, M5, F1 y F2; Wealthall, 2002) muestran pequeños campos de reabsorción. Por su parte, la apófisis frontal del hueso maxilar se caracteriza por estar completamente cubierta por campos de formación ósea en todas las especies de primates estudiadas, excepto en los adultos de *H. sapiens* y en los *M. mulatta* analizados por Wealthall (2002). En los adultos de *H. sapiens* se observa un campo de reabsorción en la base de la apófisis frontal. En el caso de *M. mulatta* se observan diferencias entre el patrón obtenido por Enlow (1982) y el obtenido por Wealthall (2002). El patrón obtenido por Enlow muestra la región nasal cubierta por campos de formación ósea, mientras que los patrones obtenidos por Wealthall (2002) presentan campos de reabsorción en la apófisis frontal del maxilar y en el hueso nasal. Según este último trabajo, todos los individuos (excepto M3) presentan campos de reabsorción próximos a la sutura frontomaxilar, pequeños campos de reabsorción próximos a la sutura frontonasal (M4, M5, M7 y F1) y en la parte inferior del hueso nasal (M4 y F2). *Gorilla gorilla* y *Macaca fascicularis* a pesar de caracterizarse por un predominio de los campos de formación en la apófisis frontal maxilar también presentan reabsorción de hueso. *M. fascicularis* muestra en uno de los dos individuos estudiados un pequeño campo de reabsorción próximo al borde inferior del hueso nasal (O'Higgins et al., 1991), mientras que los gorilas adultos presentan un campo de reabsorción ósea en la región lacrimal.

La **región maxilar** –maxilar, premaxilar y tuberosidad maxilar– es la región de la cara donde el patrón de modelado óseo presenta mayor variabilidad, tanto intra- como interespecíficamente. El maxilar de todos los primates considerados, excepto *Homo sapiens* y *Paranthropus*, se caracteriza por el predominio de los campos de formación ósea. El caso extremo se observa en *Australopithecus* que tiene todo el esqueleto facial totalmente cubierto por campos de formación ósea. En el extremo opuesto se encuentran *Homo sapiens* y *Paranthropus* que presentan un gran campo de reabsorción. El resto de las especies presentan ciertas diferencias relativas a la extensión y localización de campos de reabsorción. En *P. troglodytes*, *G. gorilla* (inmaduros), *M. mulatta* (Enlow, 1982; Wealthall, 2002), *M. fascicularis* y *C. Atys* sólo aparecen pequeños campos de reabsorción que se localizan en el área de la sutura cigomático-maxilar –*G. gorilla*, *M. mulatta* (Enlow, 1982; Wealthall, 2002), *M. fascicularis* y *C. Atys*– o próximos al foramen infraorbitario –*P. troglodytes* y *M. mulatta* (Wealthall, 2002). Junto a estos campos de reabsorción los gorilas adultos, *M. mulatta* (M7 y F2; Wealthall, 2002) y *M. fascicularis* presentan además campos de reabsorción en el cuerpo del maxilar.

Por su parte, el **premaxilar** de todas las especies analizadas se caracteriza por presentar campos de formación ósea. Sin embargo, los patrones de modelado óseo de los inmaduros de *H. sapiens*, de *Paranthropus*, de los individuos inmaduros *G. gorilla* y del individuo F7 de *M. mulatta* (Wealthall, 2002) muestran campos de reabsorción en esta región. Los individuos inmaduros de *Homo sapiens*, tanto los estudiados en esta tesis como los analizados por Enlow (1982), presentan reabsorción ósea que se continúa con la reabsorción observada en todo el hueso maxilar. Igualmente, *Paranthropus* muestra un campo de reabsorción que ocupa el área situada por debajo del orificio nasal. El componente alveolar del maxilar y del premaxilar de *Australopithecus*, *Cercocebus atys* y *Macaca mulatta* (Enlow, 1982) muestra la superficie totalmente cubierta por campos de formación de hueso. Sin embargo, se han observado campos de reabsorción ósea en el componente alveolar de la premaxila de *Homo sapiens* (inmaduros), *Paranthropus*, *Pan troglodytes* (adultos), *Gorilla gorilla*, *Macaca mulatta* (Wealthall, 2002) y en el componente alveolar del hueso maxilar en la región premolar de *Macaca mulatta* (Wealthall, 2002), *Macaca fascicularis* y *Gorilla gorilla* y molar de *Macaca mulatta* (Wealthall, 2002) y *Macaca fascicularis*.

El patrón de la **tuberosidad maxilar** ha sido analizado únicamente en las tres especies de primates actuales estudiadas en esta tesis –*H. sapiens*, *P. troglodytes* y *G. gorilla*– y en *M. mulatta* (Enlow, 1982). En los análisis de

Australopithecus y *Paranthropus* (Bromage, 1989) se hace referencia a esta región maxilar pero tomando como patrón de modelado el propuesto por Enlow (1982) debido a la ausencia de información histológica. Nuestros patrones indican que esta región es muy variable en los gorilas, chimpancés y humanos, con distribuciones de la reabsorción y formación propias de cada individuo. Por el contrario, en *M. mulatta*, el patrón de modelado muestra la presencia de campos de formación ósea en toda la tuberosidad maxilar (Enlow, 1982).

El **hueso cigomático** se caracteriza por la presencia de campos de formación ósea. Estos campos cubren toda la superficie de este hueso en las especies *Australopithecus*, *Paranthropus*, *Cercocebus atys*, *Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes* (adultos), mientras que en *Homo sapiens*, *Pan troglodytes* (adultos) y *Macaca mulatta* (Wealthall, 2002) se observan campos de reabsorción con diferente distribución, aunque siguen predominando los campos de formación. En los *H. sapiens* inmaduros, estos campos de reabsorción se localizan próximos a la sutura cigomáticomaxilar y se extienden por la apófisis frontal cigomática bordeando la órbita. Según el patrón propuesto por Enlow, este campo de reabsorción se extendería también por la región frontal del cuerpo cigomático. En los humanos adultos, la reabsorción se extiende por el borde inferior del hueso cigomático y de la apófisis temporal cigomática. Según los patrones obtenidos por Wealthall (2002), *Macaca mulatta* presenta una gran variabilidad intraespecífica en esta área. Así, los individuos F1, F2 y F7 muestran una distribución similar a la observada en los inmaduros de *H. sapiens*, mientras que M4, M7 y F4 presentan la superficie cubierta por formación ósea, M2 y M5 muestran reabsorción ósea en la parte central del cuerpo cigomático y M3 reabsorción próxima a la sutura cigomáticomaxilar. Por el contrario, el patrón de *Macaca mulatta* propuesto por Enlow (1982) se caracteriza por un campo de reabsorción restringido a un área pequeña de la superficie frontal cigomática. Por su parte, los chimpancés inmaduros presentan un campo de reabsorción en el ángulo formado por el cuerpo del hueso cigomático y la apófisis frontal que relacionamos con el crecimiento inferior del hueso cigomático, similar al presente en los individuos M5, F2 y F7 de *Macaca mulatta* (Wealthall, 2002).

Comparación de los patrones de modelado óseo de la mandíbula

Las comparaciones de la **región sinfisaria** se restringe a los patrones de *Homo heidelbergensis* (SH-Atapuerca), *Homo sapiens*, *Australopithecus* y *Paranthropus* (Bromage, 1989), *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* y *Macaca mulatta* (Enlow, 1963; 1982) ya que la muestra de *H. neanderthalensis* (El Sidrón, Asturias) estudiada no conserva esta región mandibular. Las

superficies labial y lingual de la sínfisis de todas estas especies se caracterizan por el predominio de campos de formación de hueso y la presencia de campos de reabsorción en diferentes posiciones (Figura 7.2A y 7.2B). De este modo, la superficie labial de la sínfisis está completamente cubierta por campos de formación en *Australopithecus*, *Paranthropus*, *P. troglodytes* (inmaduros), *G. gorilla* (inmaduros) y *Macaca mulatta*, mientras que en los adultos de *P. troglodytes* y *G. gorilla* aparece un campo de

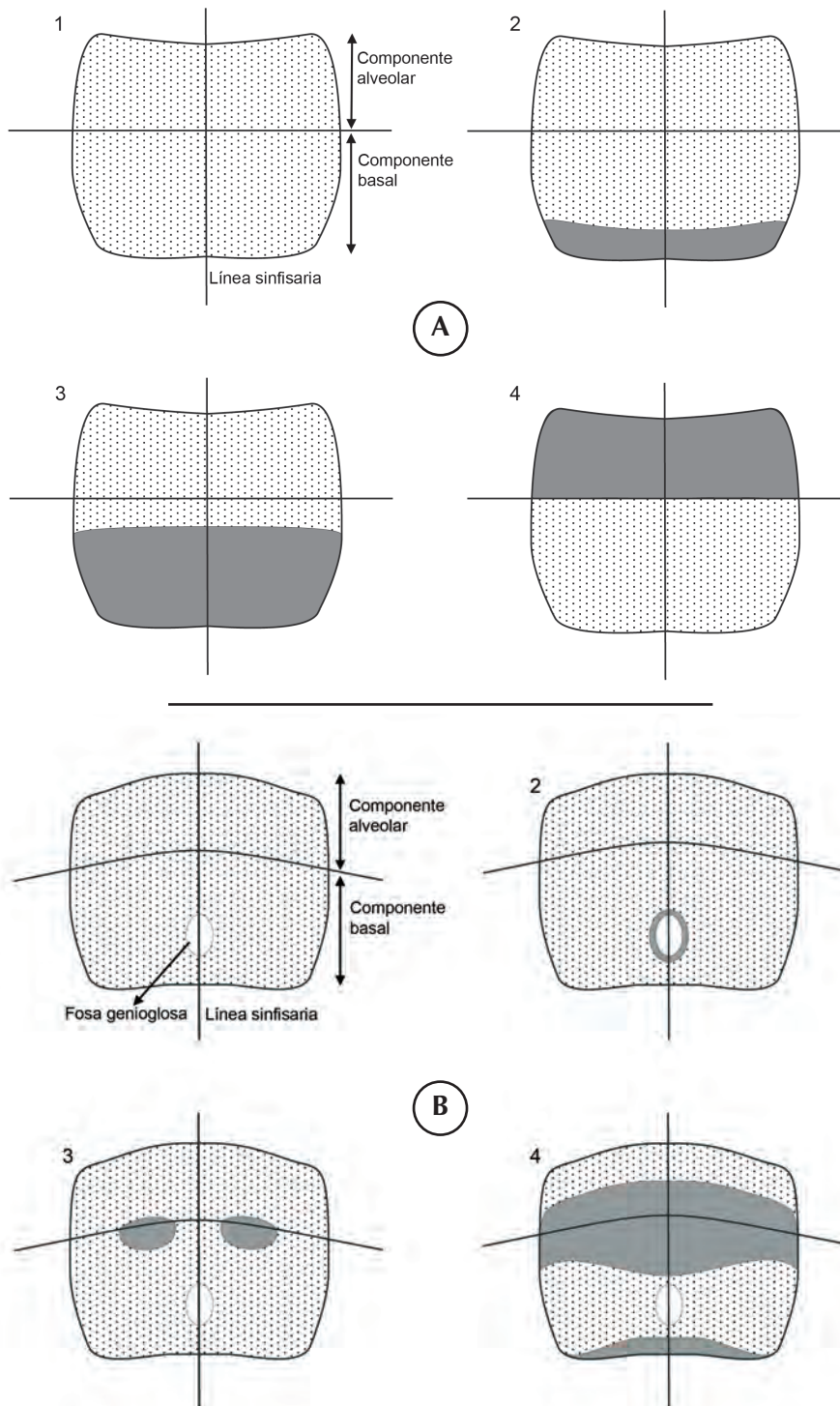


Figura 7.2. Patrones comunes de la sínfisis de las distintas especies.

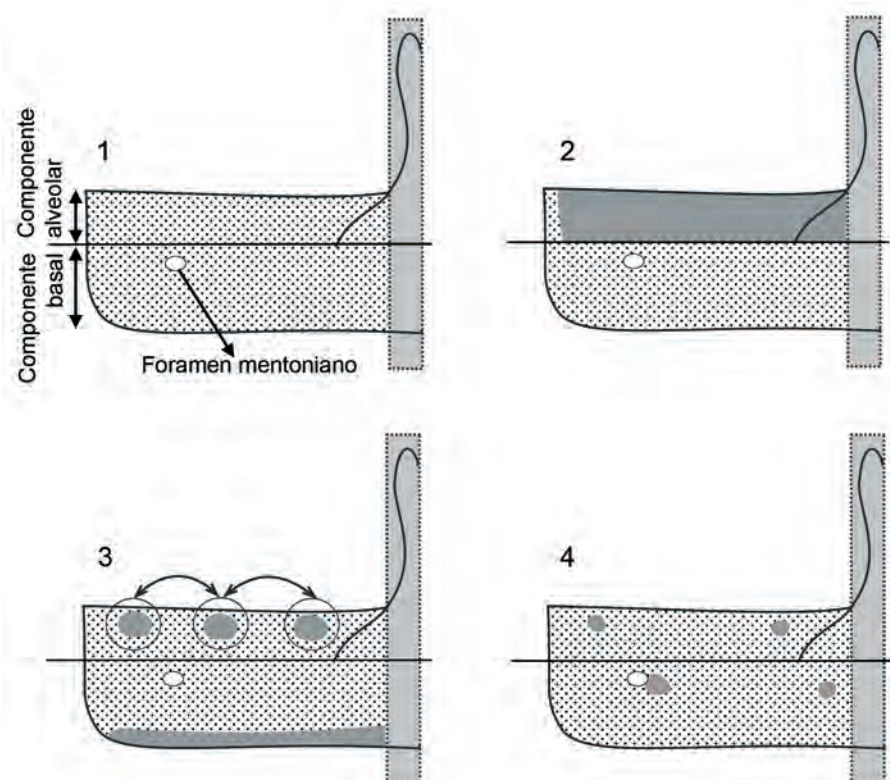
A. Superficie labial. 1. *Macaca mulatta* (inmaduros), *Gorilla gorilla* (inmaduros), *Pan troglodytes* (inmaduros), *Australopithecus* y *Paranthropus*. 2. *Pan troglodytes* (adultos) y *Gorilla gorilla* (adultos). 3. *Homo heidelbergensis* (AT-2438 y AT-3880). 4. *Homo sapiens* y *Homo heidelbergensis* (AT-3888).

B. Superficie lingual. 1. *Pan troglodytes* (inmaduros), *Gorilla gorilla* (inmaduros), *Homo sapiens* (inmaduros), *Homo heidelbergensis*, *Australopithecus* y *Paranthropus*. 2. *Pan troglodytes* (adultos) y *Homo sapiens* (adultos). 3. *Macaca mulatta* (inmaduros). 4. *Gorilla gorilla* (adultos).

reabsorción en el borde inferior, discontinuo en su parte central en chimpancés y continuo en gorilas, que se continúa por el borde inferior del cuerpo. Los gorilas adultos presentan además dos campos de reabsorción en la parte central de la sínfisis situados a nivel de los caninos. Por su parte, los individuos inmaduros y adultos de *Homo sapiens* y el espécimen AT-3880 de *Homo heidelbergensis* muestran un patrón caracterizado por la presencia de reabsorción en el componente alveolar y de formación en el componente basal. En *Homo heidelbergensis* este patrón se asocia con los especímenes de mayor tamaño con sínfisis verticales, mientras que los especímenes AT-2438 y AT-3888, de menor tamaño con sínfisis inclinadas, presentan un segundo patrón de modelado óseo con una distribución inversa de los campos de crecimiento, es decir, formación en el componente alveolar y reabsorción en el componente basal.

En cuanto a la superficie lingual, los patrones de modelado óseo muestran mayor similitud entre las especies que lo observado en la superficie labial. *Homo heidelbergensis*, *Australopithecus* y *Paranthropus* y los individuos inmaduros de *Homo sapiens*, *P. troglodytes* y *G. gorilla* presentan la superficie lingual cubierta por campos de formación de hueso. Por el contrario, los adultos de *H. sapiens*, *P. troglodytes* y *G. gorilla* así como *M. mulatta* presentan campos de reabsorción localizados en la fosa geni en *H. sapiens* y *P. troglodytes*, por encima de esta fosa (en el toro transversal superior) en *G. gorilla*, y por encima y por debajo de la fosa geni (toro transversal superior e inferior) en *M. mulatta* (Enlow, 1963; 1982).

Figura 7.3. Superficie bucal del cuerpo mandibular. 1. *Homo sapiens* (inmaduros), *Homo heidelbergensis*, *Australopithecus*, *Paranthropus* y *Macaca mulatta*. 2. *Gorilla gorilla* (inmaduros). 3. *Pan troglodytes* (inmaduros y adultos), *Gorilla gorilla* (adultos) y *Homo sapiens* (adultos). 4. *Homo neanderthalensis*.



El **cuerpo mandibular** muestra un patrón de modelado óseo en la superficie bucal similar en todas las especies, mientras que la superficie lingual presentan una mayor variabilidad inter- e intraespecífica. En general, la superficie bucal muestra un predominio de los campos de formación con campos de reabsorción cuya distribución difiere entre las especies (Figura 7.3 y 7.4). Estos campos de reabsorción se localizan en el componente alveolar de la región premolar en *H. neanderthalensis*, *Paranthropus* y *Co-*

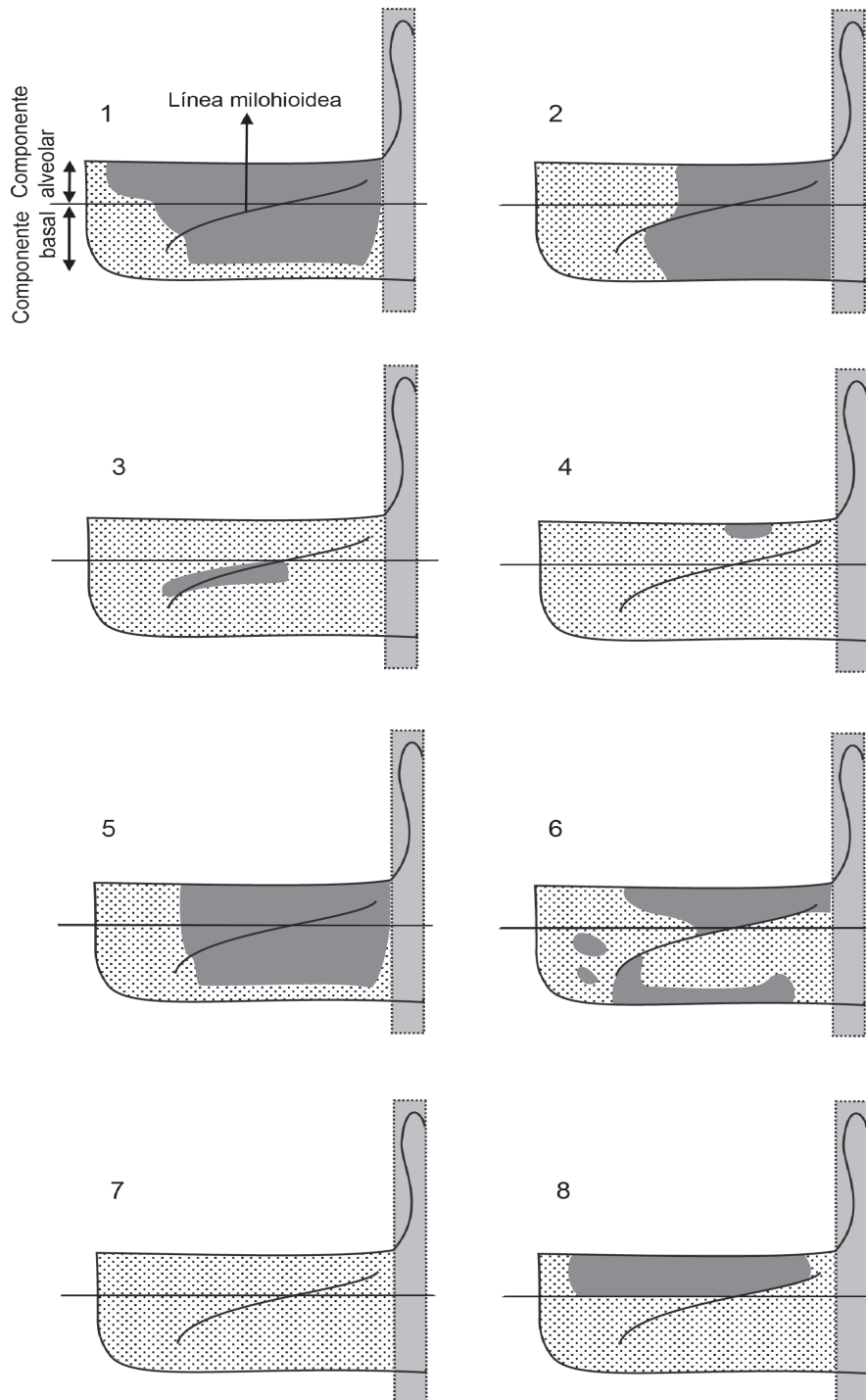


Figura 7.4. Superficie lingual del cuerpo mandibular. 1. *Homo heidelbergensis* (inmaduros). 2. *Homo sapiens* (inmaduros). 3. *Pan troglodytes* (inmaduros). 4. *Paranthropus* y *Gorilla gorilla* (adultos). 5. *Homo heidelbergensis* (adultos). 6. *Homo sapiens* (adultos). 7. *Australopithecus*, *Macaca mulatta*. 8. *Gorilla gorilla* (inmaduros), *Pan troglodytes* (adultos) y *Procolobus verus*.

rilla gorilla y en la región molar en *H. neanderthalensis*, *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* (adultos). *P. troglodytes* y *G. gorilla* también presentan campos de reabsorción en el borde inferior del componente basal. En los individuos adultos de *H. sapiens* existe un campo de reabsorción que se extiende por el borde inferior del cuerpo desde el nivel del foramen mentoniano hasta la rama mandibular, ensanchándose a nivel del segundo molar y cubriendo la protuberancia lateral. Asimismo, se observan pequeños campos de reabsorción en contacto con el foramen mentoniano en *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*. *Australopithecus*, *H. heidelbergensis* (SH-Atapuerca) y los individuos inmaduros de *H. sapiens* muestran toda la superficie bucal del cuerpo cubierta por campos de formación.

Los patrones de modelado óseo de la superficie lingual del cuerpo muestran una mayor variabilidad en cuanto a la extensión y localización de los campos de reabsorción de hueso. Por un lado, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, *Macaca mulatta*, *Australopithecus* y *Paranthropus* muestran un predominio de los campos de formación de hueso, mientras que las especies del género *Homo* –*H. sapiens*, *H. neanderthalensis* y *H. heidelbergensis*– presentan un campo de reabsorción que se extiende por gran parte de la superficie lingual. No obstante, todas las especies presentan ciertas similitudes en la distribución de los campos de reabsorción. Por un lado, el componente alveolar de la superficie lingual del cuerpo muestra reabsorción en la región premolar y molar en los individuos *Gorilla gorilla* (inmaduros), *H. sapiens* (adultos), *H. neanderthalensis* y *H. heidelbergensis* (inmaduros), que se restringe a la región molar en *Gorilla gorilla* (adultos), *H. sapiens* (inmaduros) y *H. heidelbergensis* (adultos). El componente basal muestra campos de reabsorción en los individuos inmaduros de *Pan troglodytes* en la línea milohioidea y en la región premolar y molar. Por su parte, los especímenes inmaduros y adultos de *H. heidelbergensis* y los individuos inmaduros de *H. sapiens* presentan un campo de formación en la parte anterior que se extiende por el componente alveolar y basal en la región comprendida entre el canino y el primer molar y un campo de reabsorción en la parte posterior que se extiende hasta alcanzar la rama. Sin embargo, en los individuos adultos de *H. sapiens* la formación ósea se extiende desde la parte anterior del cuerpo hasta la rama mandibular, quedando restringida la reabsorción a dos campos a nivel del primer premolar en la parte media del cuerpo y dos campos en la región molar, uno desde el componente alveolar hasta la línea milohioidea y otro en el borde inferior del cuerpo. El patrón de *H. neanderthalensis* muestra un gran campo de reabsorción en la fosa sublingual a nivel del segundo premolar y primer molar similar a lo observado en *H. heidelbergensis* y en los inmaduros de *H. sapiens*.

Esto podría indicar un patrón similar en estas tres especies si bien carecemos de información de toda la superficie lingual del cuerpo de los neandertales.

Los patrones de modelado óseo de la **rama mandibular** muestran una gran variabilidad en la distribución de los campos de formación y reabsorción ósea, tanto inter- como intraespecíficamente, si bien encontramos ciertas similitudes entre todas las especies. La superficie bucal de la rama muestran similitudes en los patrones de *Homo sapiens* (inmaduros) y las especies fósiles *Australopithecus* y *Paranthropus*, caracterizados por un predominio de los campos de formación y la presencia de dos campos de reabsorción localizados uno en el borde anterior de la rama y otro en la base del cuello del cóndilo. Los individuos adultos de *H. sapiens* también presentan un campo de reabsorción en la base del cuello del cóndilo al que se añade un campo que se extiende por la parte anterior de la rama (apófisis coronoides, tuberosidad lateral y borde inferior) y por su parte media (desde el borde anterior al borde posterior). Por su parte, *Pan troglodytes* (inmaduros), *Macaca mulatta* y *Homo heidelbergensis* (inmaduros) presentan un campo de reabsorción en la mitad superior de la rama y formación en la mitad inferior. Los especímenes adultos de *H. heidelbergensis* presentan un patrón similar pero con un área formación en la base de la apófisis coronoides. Por su parte, los individuos adultos de *P. troglodytes* y *G. gorilla* muestran patrones de modelado óseo con ciertas similitudes, consistentes en la presencia de reabsorción que se extiende en una franja oblícuca desde la apófisis coronoides hasta el gonion. En los chimpancés este campo es continuo, mientras que los gorilas muestran un campo cubriendo la fosa triangular y la parte superior de la fosa masetérica y otros dos campos en la región del gonion. Además, los chimpancés muestran reabsorción en cuello del cóndilo, mientras que los gorilas presentan superficies de formación ósea (aunque existe reabsorción ósea en el lado lingual). La distribución de los campos de reabsorción en *H. neanderthalensis* recuerda a la descrita en los individuos adultos de chimpancés y gorilas, con un predominio de los campos de formación, dos campos de reabsorción en la apófisis coronoides y otro en la fosa masetérica. Por su parte, la superficie bucal de los gorilas inmaduros muestra un patrón diferente a los que hemos descrito y que se caracteriza por los campos de formación ósea y un único campo de reabsorción en el cuello del cóndilo.

La superficie lingual de la rama en las especies del género *Homo* –*H. sapiens*, *H. heidelbergensis* y *H. neanderthalensis*– y *Macaca mulatta* presentan reabsorción de hueso en la región comprendida entre el borde anterior y la cresta endocoronoidea. En *H. sapiens* (inmaduros), *H. hei-*

delbergensis y *Macaca mulatta*, se añade un campo de reabsorción en la región posterior de la rama, desde el cuello del cóndilo hasta el borde inferior de la región del gonion. Estos dos campos de reabsorción están separados por un campo de formación en *H. heidelbergensis* y *Macaca mulatta*, mientras que en los individuos inmaduros de *H. sapiens* estos dos campos se unen en la región de contacto con el cuerpo mandibular, es decir, el campo de formación se restringe al área situada por detrás de la cresta endocoronoidea. Los *H. sapiens* adultos muestran un patrón similar al de *H. heidelbergensis*, aunque las superficies de formación ósea son más extensas de modo que la reabsorción se restringe al borde posterior de la rama y parte de la región del gonion. Los escasos datos de *H. neanderthalensis* parecen indicar una distribución de los campos de formación y reabsorción similar a la de las especies del género *Homo* excepto la formación que se observa en el gonion.

Por otra parte, *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* muestran un patrón con predominio de los campos de formación de hueso, destacando la presencia de formación ósea en el área comprendida entre el borde anterior de la rama y la cresta endocoronoidea a diferencia de lo observado en el patrón de *Macaca mulatta* y las especies del género *Homo*. Únicamente los gorilas adultos muestran reabsorción bordeando de la cresta endocoronoidea que resalta su perfil. Resulta interesante señalar que existe una similitud cruzada entre los inmaduros y adultos de chimpancé y gorila, de manera que los inmaduros de chimpancé se asemejan a los adultos de gorilas en la presencia de reabsorción en el cuello del cóndilo y desde la escotadura mandibular hasta el foramen mandibular, que en chimpancés inmaduros se extiende inferiormente bordeando el gonion. Por su parte, los adultos de chimpancés y los inmaduros de gorila muestran campos de reabsorción en la base del cuello del cóndilo, el borde del gonion y la región de contacto con el cuerpo.

Comparación de las variaciones ontogenéticas del PMO

Los datos procedentes de las series ontogenéticas de las especies analizadas en esta tesis y de las especies *Cercocebus atys* (O'Higgins *et al.*, 1991) y *Macaca mulatta* (Wealthall, 2002) muestran variaciones en el patrón de modelado óseo en el desarrollo. La variación ontogenética de *Homo heidelbergensis*, *Homo sapiens*, *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* se han descrito anteriormente. Las variaciones ontogenéticas de *Cercocebus atys* consisten en la reducción del campo de reabsorción de la región infraorbitaria en el maxilar de los adultos. Por su parte, el estudio de individuos de distinta edad de *Macaca mulatta* realizado por Wealthall (2002) parece mostrar un aumento de los campos de reabsorción en la parte anterior de

la maxila de los adultos. La comparación de las variaciones ontogénéticas en el esqueleto facial muestran que los cambios se concentran en la parte anterior de la maxila, mientras que la mandíbula muestra más variación ontogénica en la rama y menor en la región sinfisaria.

En el esqueleto facial se puede apreciar que el patrón apenas cambia en el desarrollo de *C. atys*, *P. troglodytes* y *G. gorilla*, mientras que la variación es mucho mayor en *H. sapiens*. *C. atys*, *P. troglodytes* y *G. gorilla* presentan un predominio de formación ósea en toda la superficie de la cara de los individuos inmaduros y adultos, aunque en los gorilas se observa un ligero aumento de la reabsorción en la parte anterior del maxilar. Por el contrario, los *Homo sapiens* adultos presentan una fuerte reducción de la reabsorción en el maxilar que caracteriza a los inmaduros. No obstante, durante los periodos prenatal y perinatal de *H. sapiens* existe un predominio de la formación ósea en el esqueleto facial (Kurihara *et al.*, 1980; Enlow, 1982) que recuerda al patrón de los primates no humanos. Resulta interesante observar que el patrón de los humanos se diferencia de los patrones de chimpancé y gorila temprano en el desarrollo, con la aparición de grandes campos de reabsorción en la región anterior de la maxila (Figura 7.5). Por el contrario, chimpancés y gorilas muestran un patrón similar hasta la etapa adulta, que es cuando se observan diferencias en el esqueleto facial de estas dos especies. Estas observaciones coinciden con los datos obtenidos mediante morfometría geométrica por Mitteroecker *et al.* (2004).

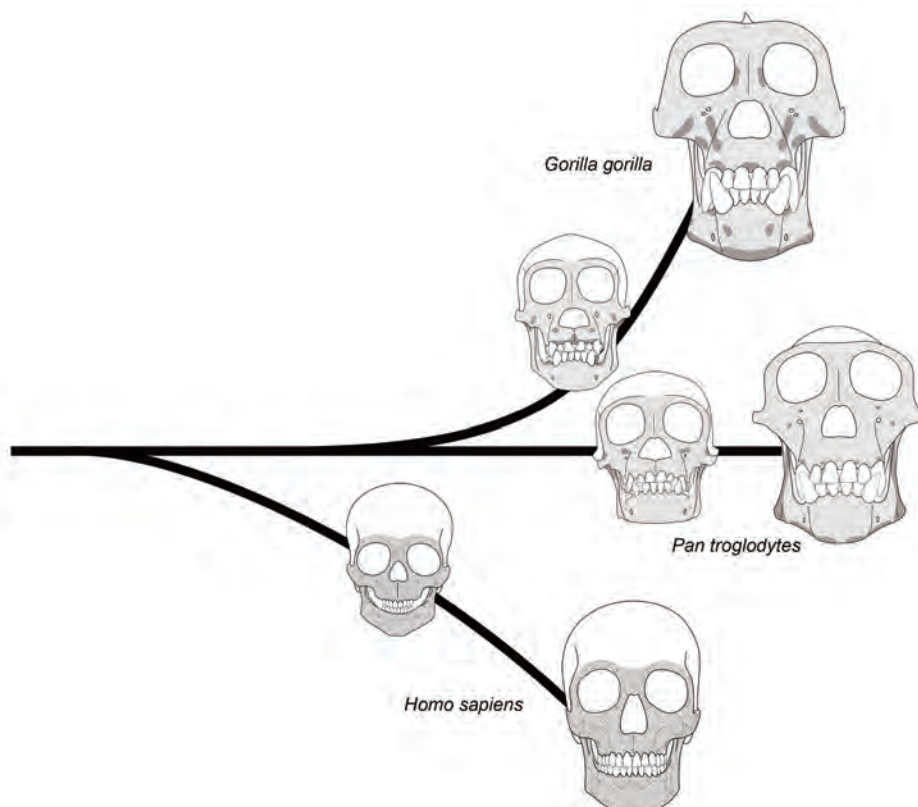


Figura 7.5. Aparición de los campos de reabsorción en el desarrollo. Las tres especies muestran formación ósea en el esqueleto facial en la etapa perinatal. Sin embargo, *Homo sapiens* presenta campos de reabsorción en la maxila a los 4 meses de edad. *Gorilla gorilla* y *Pan troglodytes* presentan formación ósea durante más tiempo en la ontogenia. En la etapa adulta *Gorilla gorilla* muestra campos de reabsorción, mientras *Pan troglodytes* conserva el patrón del inmaduro caracterizado por campos de formación.

Los patrones de modelado óseo de las mandíbulas de *Homo sapiens*, *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla* muestran un gradiente de variación ontogenética similar, que afecta fundamentalmente a la superficie lingual del cuerpo y a la superficie bucal y lingual de la rama mandibular, mientras que la región sinfisaria y la superficie bucal del cuerpo permanecen relativamente constantes en el desarrollo. Por el contrario, la mandíbula de *Homo heidelbergensis* apenas muestra variación en la ontogenia.

2. Evolución de los patrones de modelado óseo en los primates

Relaciones filogenéticas de los primates estudiados

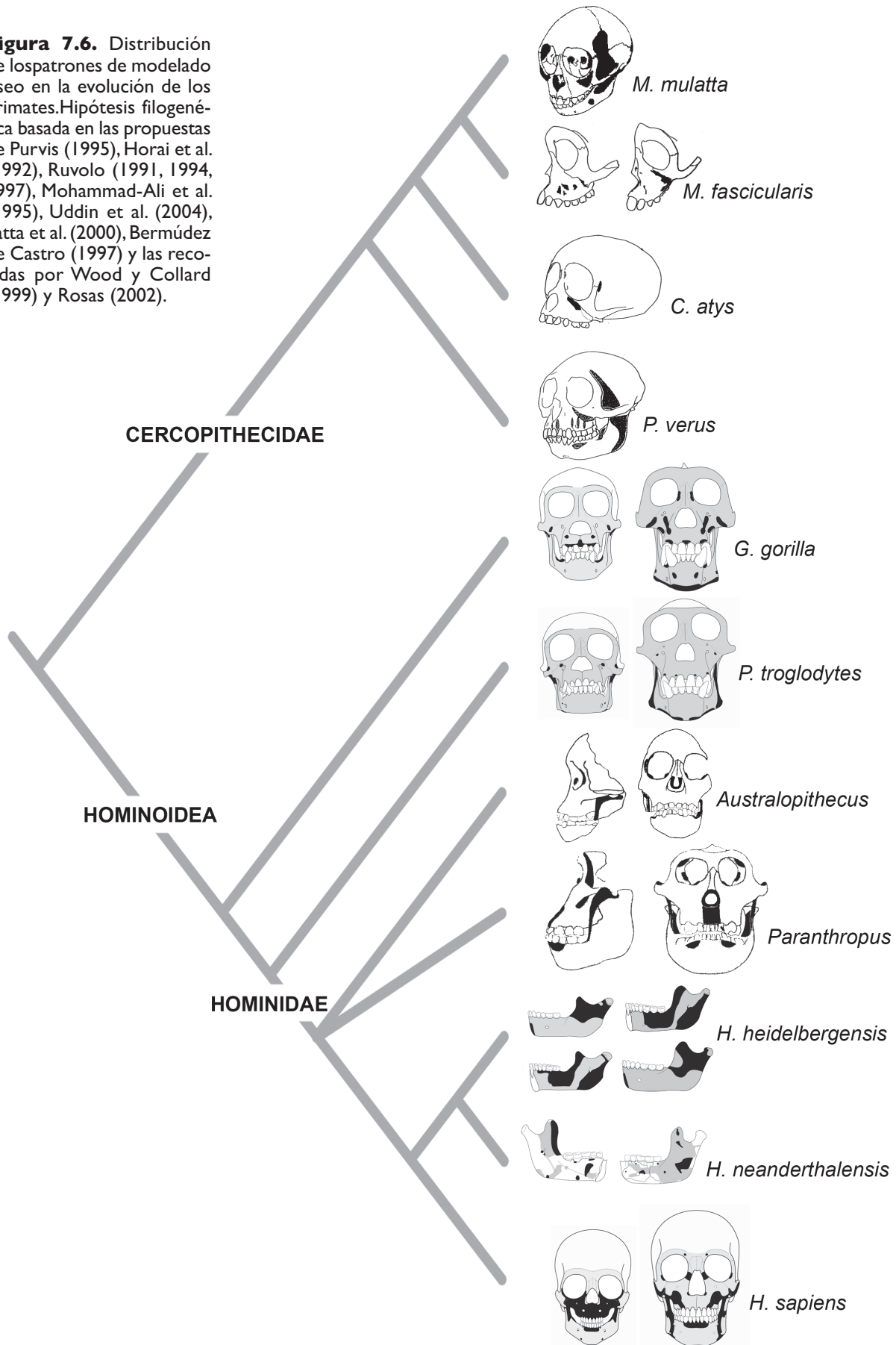
Más allá de la mera identificación, descripción y comparación de los patrones de modelado óseo del complejo craneofacial, el objetivo último de esta tesis es utilizar estos patrones para explorar los cambios que ha experimentado el proceso de desarrollo de esta región anatómica durante la evolución de los homínidos. En este sentido, el aspecto más llamativo que muestran los patrones de modelado óseo es su gran similitud, tanto en las especies estudiadas en la presente tesis como las analizadas en trabajos previos, con un marcado predominio de la formación de hueso en todo el esqueleto facial y en gran parte de la mandíbula. Si aceptamos el modelo de crecimiento craneofacial propuesto por Enlow (1982), esta similitud indica un proceso de desarrollo semejante en todas las especies estudiadas, caracterizado por un predominio del crecimiento anteroinferior. Sin embargo, estas semejanzas no van asociadas a una similitud morfológica de estas especies. Esta disociación del patrón de modelado óseo y la morfología queda perfectamente ilustrada por las variaciones morfológicas de la región del arco superciliar y la glabella. En esta región, caracterizada histológicamente por el depósito de hueso en toda su superficie, se desarrolla uno de los rasgos morfológicos más sobresalientes de varias especies de primates, el toro supraorbital, ausente sin embargo en otras que aun así mantienen el mismo campo de formación ósea (*Macaca mulatta*, *Macaca fascicularis*, *Cercocebus atys*, *Procolobus verus* y *Homo sapiens*)

¿Significa esto que los patrones de modelado óseo no aportan información relevante sobre la morfología a la que dan lugar? Es evidente que no es posible transformar directamente las direcciones de crecimiento inferidas de los patrones de modelado óseo en una morfología determinada. La interpretación morfológica de los patrones de modelado óseo depende de la comprensión general del complejo proceso de desarrollo del sistema en estudio. El hueso es un tejido dinámico y complejo, cuyo crecimiento

está supeditado al cumplimiento de sus funciones de sostén y protección de los tejidos blandos y de mantenimiento de las cavidades fisiológicas (además de actuar como reservorio de calcio). Como expresó Moss al plantear su teoría de la Matriz Funcional, la forma y el tamaño del esqueleto craneofacial están subordinados a las demandas funcionales impuestas por los tejidos blandos circundantes (Moss, 1960; 1972; 1997a). El hueso no regula ni el ritmo ni la dirección de su propio crecimiento, sino que responde a los estímulos depositando o reabsorbiendo hueso según las necesidades. Todas las dinámicas de crecimiento resultantes, integradas dentro de un sistema, determinan los desplazamientos y crecimientos de las distintas áreas y con ellos la morfología resultante, tal y como planteó Enlow en su modelo de crecimiento del complejo craneofacial de los primates (Enlow, 1982). El toro supraorbitario vuelve a servir de ejemplo, ilustrando perfectamente como la inferencia de la morfología derivada de los patrones de modelado óseo sólo puede llevarse a cabo en el marco de un proceso de desarrollo. Según Shea (1985) y Ravosa (1988), la ausencia o presencia de toro supraorbital depende no ya de la formación de hueso en la región sino de cómo la posición relativa del neurocráneo respecto a la órbita modulan este crecimiento óseo. En los chimpancés y gorilas, la posición de la órbita por delante del cerebro causa que el crecimiento de la región supraorbital tenga como respuesta estructural la deriva del hueso frontal, integrando el neurocráneo con la parte superior de la cara y con ello desarrollando el toro supraorbitario. Por el contrario, en especies como *Homo sapiens*, la situación de la órbita en posición inferior al neurocráneo cambia esa relación estructural y como consecuencia el crecimiento del hueso frontal no resulta en la formación del toro.

Podríamos deducir que los patrones de modelado óseo sólo complementan la información de los procesos de desarrollo provenientes de otras fuentes en el estudio de la evolución morfológica. Pero realmente los patrones de modelado son una fuente de información acerca de los procesos de desarrollo y una fuente especialmente importante en el estudio de las especies fósiles. En el estado actual de nuestras investigaciones, sólo disponemos de herramientas capaces de determinar el tipo de actividad celular, formación o reabsorción, que está sucediendo en un hueso. Como consecuencia sólo tenemos una visión muy grosera de los procesos que están ocurriendo, limitada a las direcciones de crecimiento. Para llegar a conocer con precisión los procesos de desarrollo es necesario incorporar la magnitud con la que se produce el crecimiento, tal y como han señalado previamente Enlow (1982), Bromage (1989) o Lieberman (2000). Esto significa desarrollar nuevas herramientas que nos permitan determinar la tasa de formación y reabsorción de hueso a partir de las

Figura 7.6. Distribución de los patrones de modelado óseo en la evolución de los primates. Hipótesis filogenética basada en las propuestas de Purvis (1995), Horai et al. (1992), Ruvolo (1991, 1994, 1997), Mohammad-Ali et al. (1995), Uddin et al. (2004), Satta et al. (2000), Bermúdez de Castro (1997) y las recogidas por Wood y Collard (1999) y Rosas (2002).



cuales inferir las velocidades de crecimiento que complemente la información acerca de las direcciones de crecimiento. Sobre esta base sería posible conocer en mucho mayor detalle y profundidad los procesos de desarrollo y como generan las distintas morfologías. De hecho, según Lieberman (2000), la formación o no del toro supraorbitario en los primates podría deberse a diferencias en la tasa de crecimiento de las tablas que conforman la región supraorbital (Lieberman, 2000). Extendiendo está hipótesis al resto de la morfología craneofacial y dado la similitud de la distribución de los campos de crecimiento en la mayoría de los primates, sus diferencias morfológicas podrían explicarse por diferentes tasas de formación ósea. Como veremos a continuación, esto no implica que las direcciones de crecimiento derivadas de los patrones obtenidos en esta tesis y los obtenidos por autores previos no aporten una información interesante acerca de la evolución morfológica de los primates.

Una síntesis de los cambios del patrón de modelado óseo en las especies analizadas puede observarse en la figura 7.6. En esta figura se ha situado cada especie con su patrón de modelado óseo sobre un cladograma que refleja la visión más extendida de las relaciones filogenéticas de los primates que han sido estudiados histológicamente. Antes de discutir los cambios evolutivos que muestra esta figura, es necesario hacer unos comentarios acerca de los patrones de *Paranthropus* y *Australopithecus*. En la elaboración de estos patrones, Bromage (1989), combinó información de restos procedente de yacimientos y especies diferentes, como comentamos anteriormente (páginas 314-315). En el caso de *Paranthropus*, las dos especies empleadas (*P. boisei* y *P. robustus*) forman un grupo monofilético según la mayoría de los investigadores (Chamberlain & Wood, 1987; Wood, 1992; Skelton & McHenry, 1992; Wood & Collard, 1999; Lieberman, 1995) y por tanto el patrón recogido por Bromage puede considerarse representativo de este clado. Sin embargo, en el caso de *Australopithecus*, Bromage empleó material de dos especies, *A. afarensis* y *A. africanus*, cuyas relaciones quedan lejos de estar firmemente establecidas (ver Wood & Collard, 1999 o Rosas, 2002) y, por tanto, el patrón resultante hay que considerarlo con cierta precaución.

Como hemos comentado, el primer aspecto que llama la atención es la gran similitud que presentan los patrones del esqueleto facial de todos los homínidos y cercopitécidos estudiados, con excepción del patrón de *Homo sapiens*. Con esta salvedad, todas las especies presentan un marcado predominio de la formación ósea sobre el que aparecen áreas aisladas de reabsorción de distinta extensión. La forma más simple de este

Cambios evolutivos en el PMO del esqueleto facial

patrón se presenta en los cercopitécidos y, dentro de los hominoideos, en chimpancé y en el patrón combinado de *Australopithecus*. En estas especies, sólo aparecen pequeños campos de reabsorción en el área del cuerpo cigomático, relacionadas con rasgos puntuales como la formación del surco infraorbitario en *Macaca fascicularis*, o de la fosa infraorbitaria en *Cercocebus atys* (O'Higgins et al., 1991). En *Gorilla gorilla* y *Paranthropus*, los campos de reabsorción aumentan en importancia, tanto por su extensión como por su influencia sobre el desarrollo y la morfología general de la cara. En estas taxa, la reabsorción se sitúa en la región maxilar, provocando el crecimiento en sentido posterior de la parte anterior de la maxila y, con ello, un cierto grado de ortognatismo. *Homo sapiens* constituye el caso extremo de este patrón, con los campos de reabsorción cubriendo toda la cara excepto la región supraorbital y causando un ortognatismo mucho más marcado.

La reabsorción en la región maxilar está pues determinando el ortognatismo de *Gorilla*, *Paranthropus* y *Homo sapiens* ¿Indica esta similitud la homología del ortognatismo? Es evidente que el cierto grado de ortognatismo observado en *Gorilla* aparece paralelamente y de forma independiente del ortognatismo de *Paranthropus* y *Homo sapiens*. Por tanto, la asociación de este rasgo con los campos de reabsorción del maxilar no implica un proceso de desarrollo común que pudiera indicar homología, sino que demuestra que la reabsorción es un mecanismo necesario para eliminar hueso en la parte frontal de la cara y reducir su prognatismo. En el caso de *Paranthropus* y *Homo sapiens*, la respuesta es más dudosa, en primer lugar porque las relaciones filogenéticas entre estas formas no son claras. Además, el ortognatismo facial es más similar y marcado en ambas taxa que con respecto a *Gorilla*. De este modo, la presencia de este gran campo de reabsorción en *Paranthropus* podría indicar un cambio en el proceso de desarrollo durante la evolución de los homínidos que se mantendría posteriormente, extremándose en *Homo sapiens*. Sin embargo, a falta de información sobre otras especies de esta línea filogenética, no podemos comprobar esta posibilidad analizando la continuidad filogenética de esta área de reabsorción.

Como se aprecia, nuestros comentarios se han centrado en cambios asociados a la presencia de campos de reabsorción. Este sesgo no es puramente artificial, sino que a nuestro entender refleja una realidad biológica. Desde el nacimiento el cráneo aumenta en tamaño y la forma más eficiente para llevar a cabo este incremento es depositar hueso en la superficie externa y reabsorberlo en la interna para acomodar la expansión de los tejidos blandos y las cavidades. Esto no significa que el cre-

cimiento sea isométrico, sino que la formación ósea ocurre a velocidades diferentes en las distintas regiones. En este contexto, la aparición de campos de reabsorción de importancia/destacados contradice esta lógica ya que suponen una pérdida de tamaño del área afectada. En nuestra opinión, esta pérdida local de tamaño evidentemente compensada por el mayor crecimiento en otras regiones, tiene que ser consecuencia de algún cambio relevante, puesto que supone romper la dinámica general de todo el complejo y además implica un cambio muy marcado en la morfología. Dicho de otra manera, la aparición de reabsorción implica una ruptura con la morfología previa en la ontogenia que tiene que ser el reflejo de un cambio estructural importante. Así, de los primates estudiados, sólo *G. gorilla*, *Paranthropus* y *Homo sapiens* muestran un área importante de reabsorción. En el caso de los gorilas, los campos de reabsorción podrían estar asociados con el gran cambio morfológico que se observa durante la ontogenia de esta especie, como el desarrollo de la cresta sagital y el aumento de la robustez de la mandíbula. Dejando a parte a *Paranthropus*, el gran campo de reabsorción en *Homo sapiens* también implica un fuerte cambio morfológico durante la ontogenia, en este caso muy probablemente relacionado con su nacimiento prematuro y con los fuertes cambios en el tamaño del cerebro que se producen en los primeros años de vida de los humanos. Resulta interesante añadir que en estas especies es donde observado un cambio importante en el patrón de modelado óseo a lo largo de la ontogenia a diferencia de lo que ocurre en *Pan troglodytes*. En los gorilas implica un aumento de la reabsorción en los adultos, mientras que por el contrario en los humanos aumenta la formación de hueso. En el primer caso, podríamos relacionarlo con la aparición en la etapa adulta de la cresta sagital y el aumento de la robustez mandibular con grandes caninos, mientras que en humanos modernos los cambios observados ocurren temprano en el desarrollo. Esto recalca la importancia de los estudios de series ontogenéticas para localizar cuándo se producen los cambios.

Las mandíbulas se caracterizan por presentar notorias diferencias en los patrones de las distintas especies, fundamentalmente localizadas en la rama mandibular, mientras que cuerpo y sínfisis muestran una mayor estabilidad. En la rama, la variabilidad es tal que prácticamente cada especie muestra una distribución propia de los campos de formación y reabsorción de hueso. Los distintos patrones únicamente coinciden en la presencia de reabsorción en el cuello del cóndilo, posiblemente relacionado con el crecimiento posterosuperior de la rama para mantener el contacto con la base del cráneo (Enlow, 1982), y en el borde anterior de

Cambios evolutivos en el PMO de la mandíbula

todas las especies excepto los gorilas, relacionado con la reubicación posterior de la rama en todas estas especies. La variabilidad del patrón en las ramas se refleja incluso a nivel intraespecífico, tal y como se describió en capítulos previos. Una posible explicación de este alto nivel de variabilidad está relacionada con el carácter de zona de contacto entre la base del cráneo y el resto de la mandíbula. La rama debe responder a los movimientos y presiones derivados del crecimiento del cráneo e integrarlos con las necesidades de crecimiento de cuerpo y sínfisis, el mantenimiento de la cavidad faríngeo e incluso con el propio crecimiento vertical del esqueleto facial. Como consecuencia, todos los cambios que ocurren durante el desarrollo de los diferentes subsistemas del complejo craneofacial repercuten, de alguna manera, sobre esta región y quedan reflejados en su patrón de modelado.

Por el contrario, el cuerpo y la sínfisis son muchos menos variables, presentando únicamente dos patrones muy característicos. El primero, propio de todos los primates no pertenecientes al género *Homo*, muestra formación ósea por toda la superficie bucal y lingual. Este patrón indica un crecimiento anterior y lateral de toda la región que se traduce en una forma en V y una gran proyección anterior de la mandíbula (respecto de los humanos), que garantizan el mantenimiento de la oclusión en unas especies de marcado prognatismo facial (Humphrey *et al.*, 1999). El segundo patrón, presente en las tres especies del género *Homo* que hemos estudiado, se caracteriza por la combinación de reabsorción y formación en la superficie labial de la sínfisis y el predominio de la reabsorción en la cara lingual del cuerpo mandibular. Este patrón indica un ensanchamiento de la arcada mandibular únicamente a nivel del cuerpo sin la correspondiente proyección anterior de la región sínfisaria, dando lugar a una mandíbula de forma cuadrangular propia de estas especies (Trinkaus, 1983; Stringer *et al.*, 1984; Rosas, 1995a, b;) asociada con el ortognatismo característico de estas especies (Enlow, 1982).

Evolución de los PMO en la línea neandertal:

Homo heidelbergensis* - *Homo neanderthalensis

Uno de los objetivos de esta tesis es analizar dos especies, *H. heidelbergensis* y *H. neanderthalensis*, representantes de los homínidos europeos del Pleistoceno medio y superior y que presentan en la Península Ibérica un registro especialmente abundante a través de las muestras de Atapuerca-SH y El Sidrón. Estas dos especies han sido consideradas representantes de una línea anagenética en la cual *H. heidelbergensis* daría lugar a *H. neanderthalensis*. Morfológicamente, aunque existe una fuerte similitud entre ambas especies diversos aspectos de la morfología craneal y postcraneal permiten diferenciarlas (Arsuaga *et al.*, 1997). La mor-

fología de las mandíbulas de las muestras de El Sidrón y Atapuerca-SH ha sido estudiada en profundidad por Rosas (1997; 1998; 2000) y Rosas y Aguirre (1999), mostrando una similitud general. Las mandíbulas de Atapuerca-SH presentan una marcada divergencia de los “brazos” mandibulares, mientras que las de El Sidrón se caracterizan por una morfología más cuadrangular. La región sinfisaria difiere en la presencia de mentón en *H. neanderthalensis* y su ausencia en *H. heidelbergensis*. No obstante, la muestra de Atapuerca presenta cierta variabilidad en la inclinación y la presencia del trígono mentoniano dependiente del tamaño del espécimen, de modo que los ejemplares más pequeños que tiene un perfil sinfisario inclinado y no muestran trígono mentoniano, mientras que los especímenes de tamaño mediano y grande presentan un perfil vertical y un esbozo de trígono. Además, en la sínfisis de los neandertales se aprecia una ligera depresión mandibular y no presentan tubérculos laterales ni escotadura submentoniana. Asimismo, se observan ciertas similitudes entre estas dos especies en la posición del foramen mentoniano a nivel del P4-M1 o M1, la posición de la protuberancia lateral a nivel del M3 y en la presencia de espacio retromolar.

¿Podrían los patrones de modelado óseo explicar estas diferencias y similitudes? Como se ha comentado anteriormente, las especies del género *Homo* presentan un campo de reabsorción en la superficie lingual indicativo de un fuerte crecimiento lateral de la región que, junto con la presencia de campos de reabsorción en la superficie labial de la sínfisis, serían responsable de la forma cuadrangular de la mandíbula. Dentro de este modelo de crecimiento, *H. neanderthalensis* parece presentar el campo de reabsorción del cuerpo más adelantado, alcanzando la serie premolar hasta el nivel del segundo premolar mientras que en *H. heidelbergensis*, el campo se restringe a la región por debajo de la serie molar y, por tanto, no sobrepasa el nivel del primer molar. Este diferente desarrollo de la reabsorción indicaría que, en los neandertales, todo el cuerpo está desplazándose lateralmente y consecuentemente ensanchando la región sinfisaria. Por el contrario, en los homínidos de Atapuerca-SH, la posición más retrasada del campo de reabsorción causaría un crecimiento lateral de la parte posterior del cuerpo y, por tanto, una morfología más triangular de la parte anterior y una mayor divergencia de los “brazos mandibulares”. El campo de reabsorción del cuerpo mandibular y los procesos de crecimiento que llevan asociados pueden explicar otra serie de rasgos típicos de estas especies. En primer lugar, el aumento en anchura de la sínfisis sería responsable de la deriva mesial de premolares y molares y con ello de la aparición del espacio retromolar. Las diferencias en la localización de este campo entre *H. neanderthalensis* y *H. heidel-*

bergensis responsables de la mayor cuadratura de la mandíbula en los neandertales sería también responsable del aumento del espacio retro-molar en esta especie. También estaría asociado a este proceso de crecimiento, la posición del foramen mentoniano que, en ambas especies (y en nuestra propia especie), retrasa su posición hasta situarse por debajo del primer molar. Como han propuesto Franciscus y Trinkaus (1995), no habría un desplazamiento del foramen sino que sería la dentición quién se desplazaría mesialmente dejando en una posición cada vez más retrasada al foramen. Sin embargo, hay que señalar que en los neandertales a este desplazamiento relativo se uniría un desplazamiento posterior directo del foramen causado por la existencia de un campo de reabsorción en su parte posterior. Este campo explicaría así la posición más retrasada de este foramen en los neandertales.

Desgraciadamente, la región sinfisaria se conserva únicamente en la muestra de Atapuerca-SH por lo que no podemos comparar el patrón de modelado óseo de estas dos especies. Sin embargo, podemos plantear una hipotética distribución de los campos de crecimiento en la sínfisis de *H. neanderthalensis* teniendo en cuenta la descripción morfológica realizada para la muestra de El Sidrón y los patrones de modelado óseo observados en otras especies. Puesto que la morfología de la región sinfisaria de los neandertales se caracteriza por un perfil vertical y la presencia de depresión mandibular y de trígono mentoniano podríamos proponer tres posibles patrones de modelado óseo para su superficie labial que respondan a las diferencias morfológicas observadas: un posible patrón presentaría toda la superficie labial estaría cubierta por campos de formación ósea y las diferencias morfológicas se deberían fundamentalmente a distintas tasas de actividad celular; otro patrón mostraría reabsorción en el componente alveolar y parte superior del componente basal; y un tercer patrón, que presentaría reabsorción en la parte superior del componente basal. Por su parte, la superficie lingual se caracterizaría por estar cubierta de campos de formación de hueso, habida cuenta el patrón observado en el resto de primates. El segundo de los patrones hipotéticos propuestos coincidiría a grandes rasgos con el patrón de los individuos de *H. heidelbergensis* de mayor tamaño y sínfisis vertical así como con el patrón de modelado de *H. sapiens*.

En lo que respecta a la rama, el patrón de modelado óseo se comporta como en el resto de los primates estudiados, es decir, prácticamente hay un patrón para cada especie e incluso para cada individuo. A las dificultades de interpretación debidas a esta variabilidad se une que sólo disponemos del patrón de modelado de un individuo adulto en *Homo*

neanderthalensis. En la superficie lingual de la rama, la parte conservada de este patrón es similar al observado en *H. heidelbergensis* y *H. sapiens*, e indicaría un crecimiento posterior y lateral de la apófisis coronoides común en todas estas especies. En la cara bucal, los patrones de ambas especies difieren por completo, indicando dinámicas de crecimiento en la rama mandibular muy distintas. Por un lado, el campo de reabsorción de la parte superoior de la rama en *H. heidelbergensis* podría relacionarse con un movimiento medial que permite mantener la anchura bicondilar mientras el cuerpo aumenta su longitud. Dicho crecimiento medial sería reponsable de la morfología condilar de esta especie donde la cresta de la escotadura sigmoidea se localiza en la mitad de superficie articular (Karavanic & Smith, 1998; Rosas, 2001). Por el contrario, la superficie bucal de *Homo neanderthalensis* muestra un predominio de la formación de hueso que indicaría un crecimiento lateral. Sin embargo, y teniendo en cuenta que dicho patrón pertenece a un individuo adulto, no parece probable un desplazamiento lateral coincidiendo con los patrones e interpretaciones de los individuos inmaduros de otras especies y que se asociaría con el incremento de la anchura bicondilar. Otra posible explicación implicaría al área de formación conservada en la superficie lingual e indicaría un crecimiento en anchura de esta región mandibular. Con el nivel actual de conocimiento y dada lo reducido de la muestra de neandertales estudiada no es posible profundizar mas en las dinámicas de crecimiento y sus relaciones con la morfología en esta región. Sería necesario más estudios con muestras que incorporen individuos inmaduros.

En resumen, el proceso evolutivo seguido por las mandíbulas desde *H. heidelbergensis* a *Homo neanderthalensis* estaría causado principalmente por una distribución de los campos de reabsorción que causarían un aumento de la cuadratura mandibular y consecuentemente de la anchura de la sínfisis durante la evolución de este linaje. Este proceso llevaría asociado una serie de cambios morfológicos locales (aumento del espacio retromolar y la migración posterior del foramen mentoniano) que se consideran característicos en la evolución de esta línea. Queda por detallar los procesos ocurridos en la rama y en la sínfisis debido a la falta de información de los neandertales, que queda a la espera de nuevo estudios.

CAPÍTULO 8

Estudio preliminar sobre la velocidad de formación de hueso

A lo largo de esta tesis hemos estudiado el crecimiento del esqueleto facial y la mandíbula a través del análisis del patrón de modelado óseo. Concretamente, hemos analizado las direcciones del crecimiento de las regiones anatómicas del sistema craneofacial, lo que nos ha permitido conocer además la relación entre las distintas regiones y plantear un modelo de crecimiento. Sin embargo, como apunta Enlow (1982), la forma del hueso es consecuencia no sólo de la distribución de los campos de remodelación, sino también de las tasas relativas de actividad celular, el momento de inicio y la duración de la actividad. Así, además de la dirección, el crecimiento de cada parte de un hueso se caracterizaría por su magnitud, es decir, cuánto ha crecido en esa dirección. De este modo, el crecimiento de un hueso puede definirse a través de vectores que constan de dos componentes: la dirección y la magnitud del crecimiento (Enlow, 1982). El presente capítulo surge de la necesidad de conocer este segundo componente, la magnitud del crecimiento, en humanos por lo que hemos realizado un estudio preliminar con mandíbulas de humanos modernos.

Velocidad de formación de hueso en mandíbula humana y su relación con la organización microestructural del tejido óseo

El crecimiento de las distintas partes de un hueso se caracteriza por un vector que consta de dos componentes: la dirección (y sentido) y la magnitud. Como se ha puesto de manifiesto a lo largo de esta tesis, la dirección del crecimiento se ha estudiado con detenimiento en primates. Sin embargo, existen muy pocos trabajos que analicen la magnitud de formación de hueso en primates. Diversos autores han cuantificado el depósito de hueso por unidad de superficie y tiempo mediante el uso de fluorocromos (ver Castanet *et al.*, 2000; 2004; Margerie *et al.*, 2004). Estas sustancias se incorporan al metabolismo del hueso marcando una banda del hueso cortical el mismo día de la inyección de dicha sustancia. La administración de fluorocromos unos días después de la primera inyección también queda registrada como una banda fluorescente, de modo que la distancia entre estas dos bandas permite medir la cantidad de hueso que se ha formado en ese periodo de tiempo. Estos experimentos más que estudiar la magnitud/cantidad de hueso depositado, estudian la cantidad de hueso que se ha formado en un periodo de tiempo, es decir, la velocidad de formación de hueso. Desgraciadamente el marcaje con fluorocromos sólo puede llevarse a cabo en sujetos vivos, puesto que requiere de la actividad del propio metabolismo óseo y que, por tanto, no puede aplicarse a huesos fósiles.

La velocidad de formación ósea de las distintas partes de un hueso varía en función de las circunstancias específicas del crecimiento, limitaciones ontogenéticas, funcionales –fisiológicas o biomecánicas– y ambientales (Enlow & Hans, 1996; Castanet *et al.*, 2000). En último término, las distintas velocidades quedan reflejadas en la estructura del hueso. Los primeros estudios sobre esta relación fueron llevados a cabo por Amprino (1947), estableciendo que el grado de organización de los componentes de tejido óseo cortical está inversamente relacionado con la velocidad de crecimiento del hueso. Es decir, un tejido óseo cortical que presenta sus componentes muy organizados indica una velocidad media baja, mientras que los tejidos con menor organización estructural se relacionan con una velocidad de formación alta. Esta relación, denominada “regla de Amprino”, ha sido contrastada cualitativa y cuantitativamente en estudios con huesos largos de aves (extintas y actuales) (Castanet *et al.*, 1996; 2000; Margerie *et al.*, 2002; 2004), dinosaurios (Ricqlès *et al.*,

Introducción

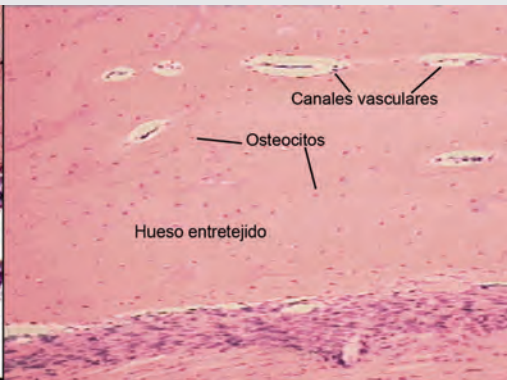
1991; Currey, 2002; Starck & Chinsamy, 2002; Erickson, 2005) y algunos mamíferos (vacas, Mori *et al.*, 2003 y caballos, Stover *et al.*, 1992). Sin embargo, no se ha comprobado en primates, si bien Enlow (1963; 1982) hace referencia a la velocidad de deposición en función del tipo de tejido óseo durante la descripción de los cortes histológicos de huesos craneales y postcraneales de *Macaca mulatta* y *Homo sapiens*.

En conjunto, estos estudios permiten identificar una serie de características estructurales del tejido óseo que están asociadas a diferentes velocidades de formación de hueso. Así, atendiendo a la organización de las fibras de colágeno y de las células que constituyen la matriz ósea del hueso cortical perióstico se puede distinguir entre tejido óseo entretejido y tejido óseo lamelar, asociados a una velocidad de formación diferente. El tejido óseo entretejido se caracteriza por la desorganización de sus componentes y está asociado a una velocidad de formación de hueso elevada. Por su parte, el tejido óseo lamelar muestra una mayor organización de sus componentes e indica una velocidad de formación lenta. Sin embargo, la morfología de las lagunas osteocíticas permite asociar a este tejido un crecimiento más rápido cuando las lagunas son aplanadas (comunicación personal Jorge Cubo). En algunas ocasiones se distingue un tercer tipo denominado tejido pseudolamelar que se asocia con una velocidad de formación media-elevada (Francillon-Viellot *et al.*, 1990). La velocidad de formación de hueso también puede inferirse a partir de la estructura del tejido óseo endóstico. Según Enlow (1963) se pueden distinguir dos tipos de tejido endóstico en primates, el tejido óseo trabecular fino formado por tejido óseo entretejido y asociado crecimiento rápido, y el tejido óseo trabecular compactado de crecimiento lento. Otra característica que nos permite conocer la velocidad de formación de hueso es el tipo de vascularización (Enlow, 1963; Enlow & Hans, 1996; Francillon-Viellot *et al.*, 1990). La elevada densidad de conductos vasculares es característica de las regiones del hueso que se forman con rapidez, mientras que la vascularización organizada en osteonas secundarias o sistemas de Havers es característico de la formación de hueso lento. Las principales características de estas estructuras se detallan brevemente en el cuadro de la página opuesta (Cuadro 8.1)

Cuadro 8.1. (página opuesta): descripción de los tejidos óseos y tipos de vascularización empleados como indicadores de la velocidad de formación ósea.

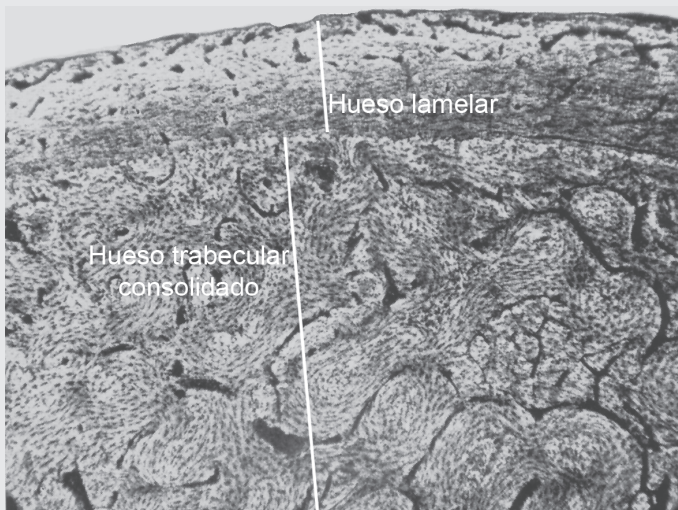
El objetivo de nuestro estudio es la identificación y localización de las características que acabamos de describir en la mandíbula humana, para, a partir de estos datos, elaborar un mapa de velocidad relativa de formación de hueso. El estudio se ha realizado mediante el análisis microscópico de cortes histológicos de fragmentos mandibulares de *Homo sapiens* provenientes del siglo XII.

ORGANIZACIÓN DE LAS FIBRAS DE COLÁGENO Y DE LAS CÉLULAS QUE CONSTITUYEN LA MATRIZ ÓSEA



Tejido entretejido (inmaduro o no-lamelar): matriz ósea con fibras de colágeno de tamaño y orientación aleatoria (Enlow, 1963; 1982; Boyde, 1980; Francillon-Viellot *et al.*, 1990; Boyde & Jones, 1972), los osteocitos tienen una forma irregular

y se distribuyen aleatoriamente, se observan nódulos amorfos del componente mineral (Currey, 2002) y una densa vascularización. **Tejido óseo lamelar**: las fibras de colágeno y los cristales minerales asociados están dispuestos en capas o lamelas y las lagunas osteocíticas presentan una forma ahusada con el eje mayor paralelo a la dirección de la lamela en la que se localizan (Enlow, 1963; Boyde, 1972; Jones & Boyde, 1976; Francillon-Viellot *et al.*, 1990; Marotti *et al.*, 1994). **Tejido óseo pseudolamelar**: se considera un tipo intermedio entre el hueso entretejido y el hueso lamelar (Francillon-Viellot *et al.*, 1990). Las fibras de colágeno tienen una disposición más paralela que el tejido óseo entretejido y los osteocitos son aplanados y se distribuyen uniformemente (Ascenzi *et al.*, 1967; Enlow, 1982; Francillon-Viellot *et al.*, 1990).

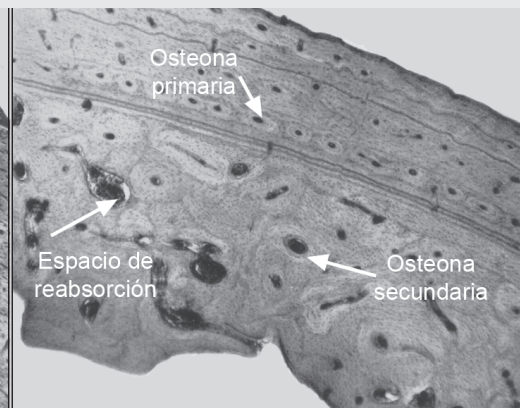
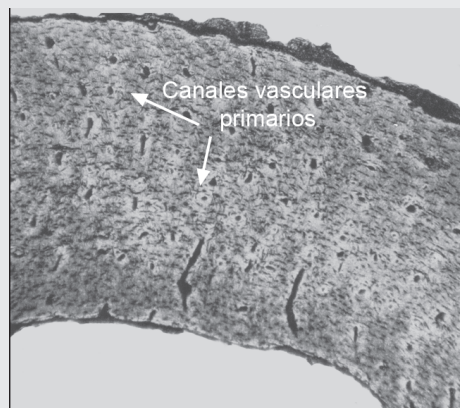


TIPOS DE TEJIDO ENDÓSTICO (Enlow, 1963)

Hueso trabecular fino: hueso poroso formado por tejido óseo entretejido dispuesto en espículas óseas que dejan entre sí espacios de menor tamaño que los observados en el hueso trabecular ordinario y en su interior no se observa médula ósea. **Hueso trabecular compactado o contorneado**: se forma por un proceso denominado compactación que transforma el hueso trabecular ordinario en hueso trabecular compacto.

TIPO DE VASCULARIZACIÓN

Durante el crecimiento, se depositan las lamelas óseas y se van incorporando vasos sanguíneos formando **canales vasculares primarios**. En ocasiones estos vasos sanguíneos están rodeados por lamelas concéntricas, constituyendo **osteonas primarias** (Martin *et al.*, 1998). Cuando el hueso se deposita secundariamente se forman unas estructuras cilíndricas denominadas **osteonas secundarias** o **sistema de Havers**. Esta estructura está formada por un canal central donde se localizan los vasos sanguíneos con lamelas concéntricas en torno a él (en mayor número que en las osteonas primarias) y lamelas intersticiales que se encuentran entre los sistemas de Havers.



Material

El material analizado consta de 7 fragmentos mandibulares de *Homo sapiens* procedentes de la colección de la necrópolis medieval (Tabla 8.1), depositada en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC, Madrid) (Figura 8.1). La edad de estos individuos se ha estimado a partir de la erupción de la dentición, mientras que el sexo no ha podido ser determinado por ausencia de características diagnósticas. Los fragmentos mandibulares se encuentran, en general, mal conservados, son muy frágiles y muestran huellas de raíces en la superficie. A pesar de ello, hemos empleado esta muestra puesto que es muy difícil contar con material de nuestra especie para llevar a cabo experimentos que requieren la destrucción del hueso. Este material se describe en detalle a continuación.

Tabla 8.1. Muestra de *Homo sapiens*. Se indica la región conservada y la edad en años.

Individuo	Área conservada	Lado	Edad (años)
1	Rama mandibular	Izquierdo	3
2	Rama y cuerpo mandibular	Izquierdo	4
3	Cuerpo y rama mandibular sin cóndilo	Izquierdo	9
6	Cuerpo mandibular	Izquierdo	10
7	Cuerpo y rama mandibular sin cóndilo	Derecho	>35
8	Cuerpo y rama mandibular sin cóndilo	Derecho	15
9	Rama mandibular	Derecho	>35

Figura 8.1. Fotografías de los ejemplares 1, 2, 3, 8 y 9. Se observa la alteración de la superficie del hueso provocada por las raíces.



Individuo 1 (edad estimada: 3 años). Rama mandibular izquierda que incluye el alveolo del segundo molar deciduo. Tanto la superficie bucal como la lingual están fuertemente erosionadas y presentan fracturas y grietas. También se observa la pérdida de hueso cortical en la superficie bucal de la apófisis coronoides, en el cóndilo y en el borde posterior de la rama. Tanto la superficie externa como la interna presentan surcos longitudinales que pueden ser debidas al contacto con raíces y que destruyen la superficie del hueso.

Individuo 2 (edad estimada: 4 años). Este fragmento del lado izquierdo incluye el cuerpo mandibular desde el foramen mentoniano y toda la rama. En el cuerpo se conserva el alveolo del primer molar deciduo, el segundo molar deciduo, los alveolos con los gérmenes del primer y segundo molar definitivo, así como el foramen retromolar. Este ejemplar presenta fracturas en el ápice de la apófisis coronoides, la cabeza del cóndilo y el borde del gonion. Al igual que en el fragmento mandibular 1, la superficie externa e interna presenta marcas de raíces que provocan la pérdida de hueso cortical. Además se observa una grieta que recorre el cuerpo longitudinalmente por su línea media y paralela al borde basal.

Individuo 3 (edad estimada: 9 años). Hemimandíbula izquierda completa a falta del cóndilo de la rama. Conserva el segundo premolar y el primer y segundo molar definitivos. Presenta marcas de raíces que afecta a la superficie externa de la rama y a la superficie externa e interna del cuerpo mandibular. En la superficie interna de la rama, se aprecian perforaciones y grietas en la región del gonion.

Individuo 6 (edad estimada: 10 años). Hemimandíbula izquierda. La rama conserva la superficie externa del gonion y parte de la línea oblícuca externa. Conserva los incisivos definitivos derechos e izquierdos, el germen del canino en el interior del cuerpo mandibular, el alveolo del primer premolar, el segundo molar deciduo, el primer molar definitivo y los gérmenes del segundo y del tercer molar en el alveolo. La superficie externa está muy erosionada, presenta marcas de raíces y está fragmentada en el componente alveolar a nivel del canino (lo que permite ver el canino sin emerger en el interior del cuerpo). La superficie interna está más erosionada, presenta marcas de raíces, grietas y fracturas en el cuerpo y la rama.

Individuo 7 (edad estimada: 35 años). Hemimandíbula derecha; la rama no conserva el cóndilo. Conserva el canino con la corona fracturada y los alveolos del primer premolar y del segundo y el tercer molar. Los alveolos de los incisivos, del segundo premolar y el primer molar están reabsorbidos

(indicativo de que la pérdida de estas piezas dentarias se produjo en vida). La región del gonion tanto en la parte externa como en la interna presenta marcas de inserción muscular. En este espécimen la superficie externa e interna de este ejemplar está erosionada y presenta marcas de raíces. La región interna de la sínfisis y del cuerpo junto con el borde basal y el borde posterior de la rama están fracturadas con pérdida de hueso cortical.

Individuo 8 (edad estimada: 15 años). Fragmento de hemimandíbula derecha que conserva la rama y el cuerpo mandibular hasta el primer premolar. El cuerpo conserva los alveolos del segundo premolar, del primer y segundo molar y un pequeño foramen que corresponde al alveolo del tercer molar. No conserva ninguna pieza dentaria. A diferencia del resto de especímenes, la superficie de este individuo está bien conservada y no presenta erosión ni marcas de raíces. En la parte externa de la rama, se observa una grieta muy fina en la región del gonion.

Individuo 9 (edad estimada: 35 años). Fragmento mandibular derecho que incluye el cuerpo y la rama. Conserva los alveolos del segundo y tercer molar, apreciables desde la cara lingual. Este fragmento mandibular presenta mejor estado de conservación que el resto de los especímenes (excepto la mandíbula 8). No hay marcas de raíces y la erosión no ha destruido por completo la superficie del hueso. La superficie externa sólo se conserva desde el segundo molar hasta la rama. El cóndilo está separado de la rama y se observan restos de pegamento en la superficie de la fractura para mantenerlos unidos.

Métodos

El material que presentaba sedimento sobre la superficie ósea fue limpiado con un algodón mojado en agua sin presionar para evitar generar marcas en la superficie del hueso por deslizamiento de las partículas (*trampling*). El sedimento de forámenes, alveolos o espacios como fracturas o grietas se eliminó con la ayuda de una varilla de madera. Posteriormente, los especímenes fueron cortados con una sierra Dremel Professional Model 398 en porciones de un tamaño no superior a 4 centímetros, apropiado para los soportes del equipo necesario para procesar las muestras. La rama se dividió en cóndilo, coronoides, gonion y zona de contacto con el cuerpo; el cuerpo en fragmentos asociados a cada pieza dentaria.

Las preparaciones histológicas de los fragmentos mandibulares (especímenes 1, 2, 3, 8 y 9) se obtuvieron en un principio mediante descalcificación del hueso, corte al microtomo y posterior tinción. El protocolo de descalcificación (Ver Anexo 1) se inició con la rehidratación y posterior

inmersión de los especímenes en el quelante EDTA durante un mes aproximadamente, renovando la solución de EDTA cada 2 ó 3 días. El proceso de descalcificación se finalizó cuando los huesos presentan una consistencia gomosa. Durante el proceso de descalcificación, el individuo 8 se desintegró por completo, a pesar de la aparente buena conservación de este ejemplar. La desintegración de esta mandíbula podría indicar un mal estado de conservación de su estructura interna. Tras la descalcificación los fragmentos fueron incluidos en parafina siguiendo el protocolo descrito en el Anexo 2 y posteriormente cortados transversalmente en secciones de 25 mm de grosor empleando un microtomo Leitz 1512 (del MNCN, CSIC). En los casos –mandíbulas 3 y 9– en que el hueso conservaba nódulos sin descalcificar, antes de cortarlos al microtomo se realizó una segunda descalcificación con líquido de Perenyi según se describe en el Anexo 3.

Para la tinción de los cortes histológicos se ensayaron previamente cuatro tipos de tinciones: Hematoxilina-Eosina (Anexo 4), Hematoxilina-Eosina-Azul alcian (Anexo 5), Tricrómico de Masson (Anexo 6) y PAS-azul alcian (Anexo 7). La hematoxilina-eosina dio una tinción homogénea de color rojo claro que permite diferenciar las lamelas y las lagunas osteocíticas. Su combinación con azul alcian dio lugar a una coloración general roja más clara que la anterior con las superficie perióstica y endóstica teñidas de color azul, probablemente artefactual. La tinción PAS-azul alcian tiñó de color azul las superficie perióstica y endóstica y de color rojo la matriz pero aparecen múltiples artefactos. Por último, el tricrómico de Masson tiñó el corte de forma homogénea de color azul sin destacar la microestructura del hueso. De estos cuatro tipos de tinciones hemos escogido la tinción con hematoxilina-eosina porque resalta mejor la estructura del hueso cortical y requiere menos tiempo.

Dada la mala conservación de la estructura del hueso en los cortes obtenidos siguiendo el protocolo anterior se realizaron (en los especímenes 6 y 7) cortes de hueso sin descalcificar mediante corte y pulido para conocer hasta que punto la metodología empleada era responsable de la destrucción de la microestructura del hueso. Para ello los fragmentos seleccionados se incluyeron en la resina Microtech antes de pegarlo sobre un porta y cortarlo con una sierra de punta de diamante. Los cortes fueron posteriormente desbastados con una cabeza de diamante hasta obtener un grosor que permita la observación de la microestructura al microscopio y finalmente fueron pulidos con arena abrasiva (Carborundum) para eliminar las marcas provocadas por el desbastado.

Los cortes histológicos –descalcificados y sin descalcificar– se analizaron con un microscopio óptico convencional ZEISS Axioplan West Germany del Laboratorio de Histología del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). El análisis de los cortes histológicos se realizó a 25, 100 y 200 aumentos y se fotografiaron con una cámara fotográfica Nikon Coolpix 5000 acoplada al microscopio.

Resultados

Cortes histológicos de hueso descalcificado.

El estudio microscópico de los cortes histológicos de hueso sin descalcificar muestra la pérdida de la estructura del tejido óseo. En muchos casos el corte no mantiene la forma de la región mandibular de la que procede sino que aparece desestructurado, la superficie del hueso no existe o está fragmentada, la separación entre hueso cortical y trabecular no es clara y resulta difícil identificar estructuras como lagunas osteocíticas, lamelas o vasos sanguíneos en el hueso cortical. No obstante, áreas determinadas de algunos especímenes conservan la suficiente estructura histológica para determinar el tipo del tejido óseo presente. A continuación describimos los cortes histológicos, identificando y localizando los distintos tipos de tejido óseo que puedan reconocerse.

Individuo 1 (Figura 8.2)

En todo el ejemplar la superficie ósea aparece fragmentada y apenas es posible identificar hueso cortical. Los mejores cortes histológicos proceden del borde anterior de la rama, mientras que los cortes de la zona de contacto rama-cuerpo, del cóndilo y del gonion no permiten identificar estructura alguna. En el borde anterior de la rama, las zonas mejor conservadas, cercanas al ápice de la apófisis coronoides, presentan un mayor porcentaje de hueso trabecular frente al hueso cortical. En estos casos los espacios que quedan entre las trabéculas son menores en la parte cercana a la superficie perióstica lingual y mayores en la parte próxima a la superficie endóstica, en la que además se observan canales vasculares. Estas características son propias del tejido trabecular fino asociado a un rápido crecimiento del hueso.

Individuo 2 (Figura 8.2)

Todas las áreas se encuentran muy alteradas excepto la región de la apófisis coronoides. Los cortes de esta región, aunque alterados, conservan la estructura del hueso cortical y permiten identificar variables osteológicas. En la región más cercana a la superficie perióstica de la cara labial de la rama se observan lagunas osteocíticas aplanadas y vasos sanguíneos se aprecian lagunas osteocítica y canales vasculares. La ausencia

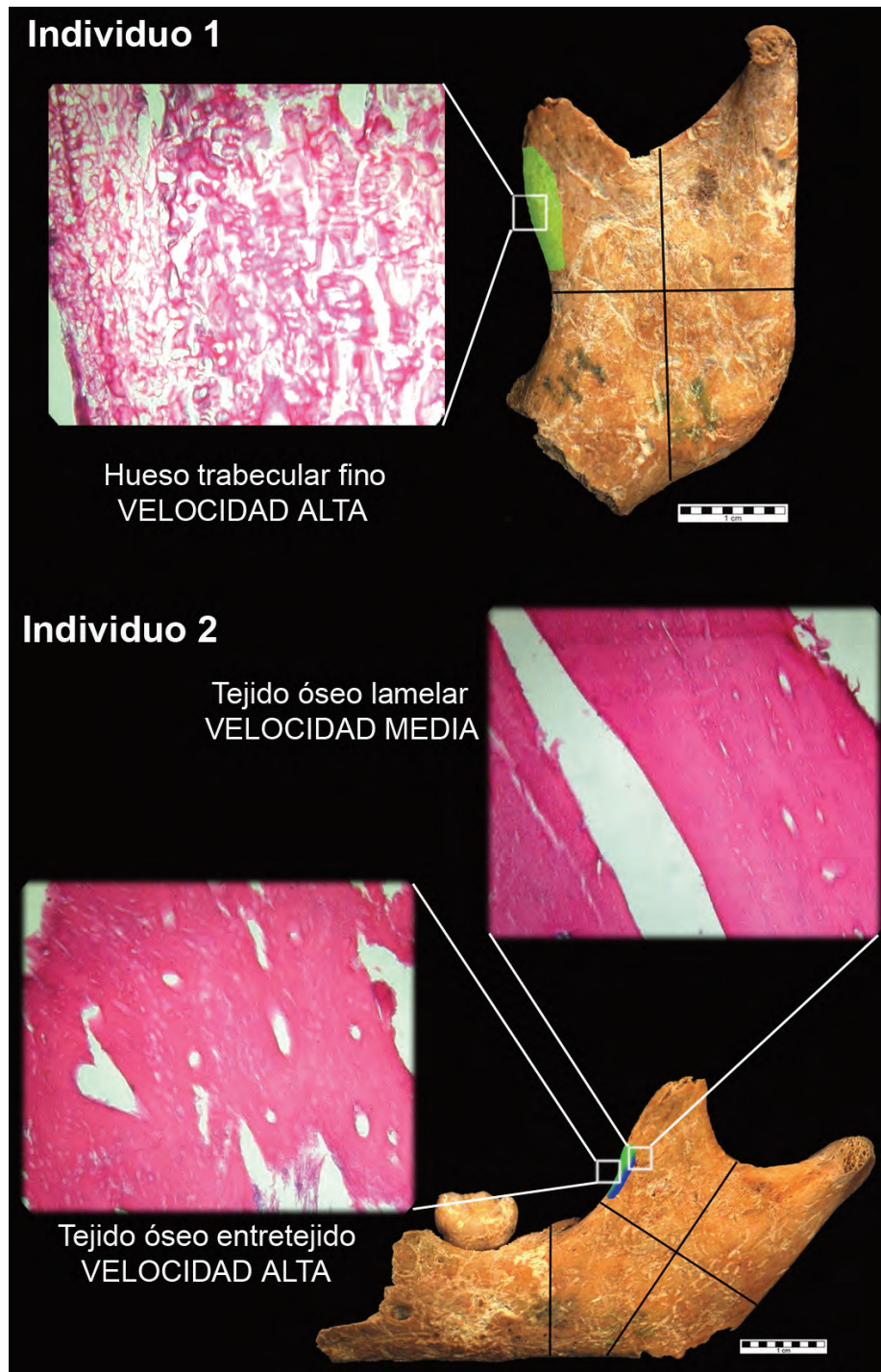


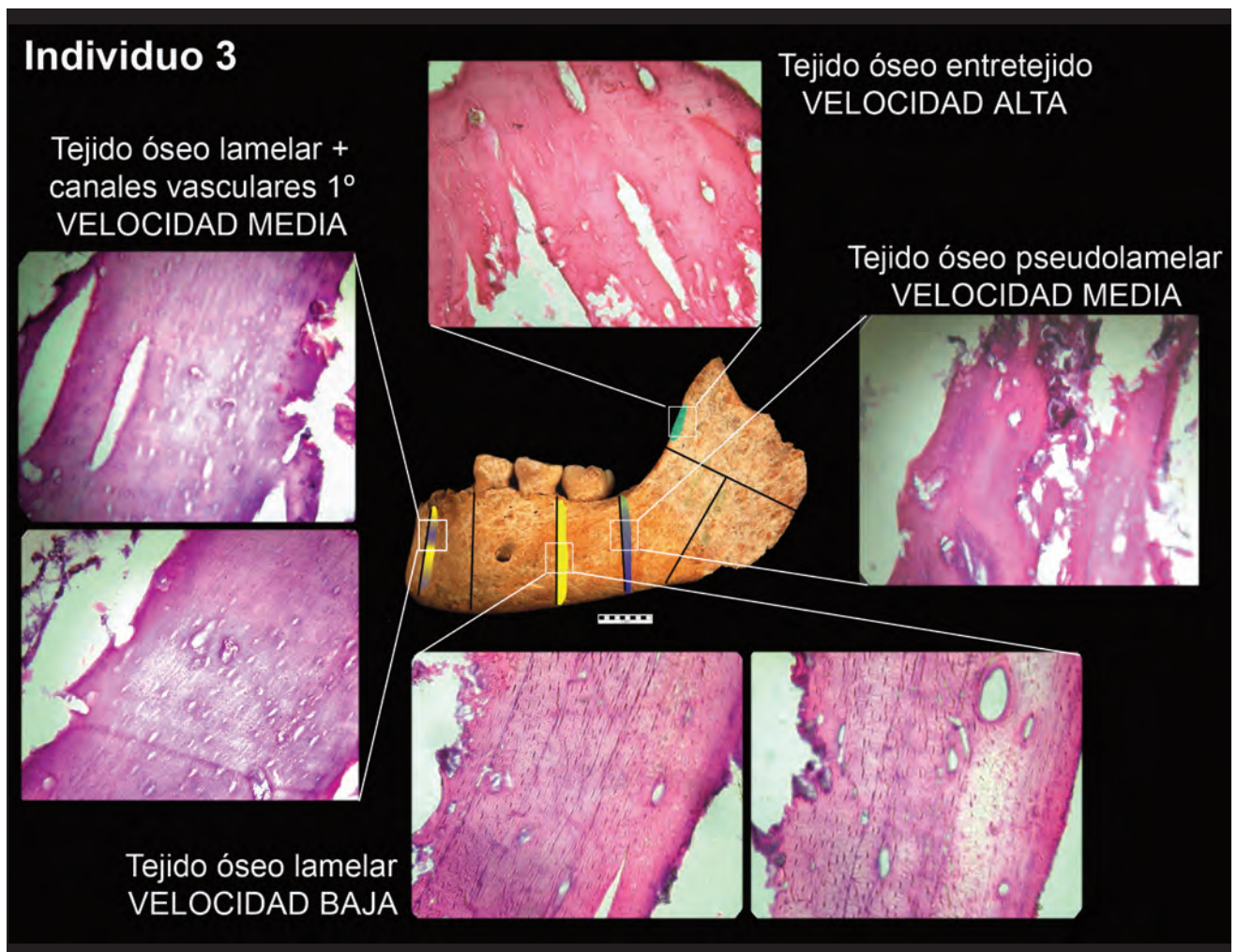
Figura 8.2. En la parte superior de la figura se encuentra el Individuo 1 y abajo el Individuo 2. Se muestran las fotografías de los tejidos de hueso observados en las regiones señaladas. En color verde se muestran las áreas de elevada velocidad de formación, en azul las de velocidad media y en amarillo las de la velocidad de formación lenta.

de lamelas concéntrica en torno a estos canales permite identificarlos como canales vasculares primarios. La disposición lineal y paralela a la superficie del hueso de las lagunas osteocíticas y de los canales vasculares indica que se trata de un tejido óseo lamelar. Este tipo de tejido óseo se relaciona con una velocidad de deposición lenta, sin embargo la presencia de lagunas osteocíticas aplanadas y canales vasculares primarios reflejan una velocidad de formación media. Al acercarnos a la su-

superficie endóstica bucal aumenta la alteración y sólo es posible identificar el perfil de canales vasculares que indicarían, en principio una elevada velocidad de crecimiento en esta zona. En la parte lingual de la rama, el perfil de la superficie del hueso y, en general, la región próxima a la superficie perióstica están muy alteradas. No obstante, se conserva parte del hueso cortical próximo a la superficie perióstica lingual en el que se identifican lagunas osteocíticas y canales vasculares dispuestos de forma aleatoria. Esta distribución irregular es propia del tejido óseo entretejido o no-lamelar que se relaciona con una elevada velocidad de deposición de hueso.

Individuo 3 (Figura 8.3)

Los cortes realizados muestran información relevante en la región de la apófisis coronoides, la zona de contacto rama-cuerpo, la región del cuerpo próxima a los molares y la región sinfisaria (izquierda). En la apófisis coronoides, el borde anterior de la rama próximo a la zona de contacto rama-cuerpo conserva un pequeño área de hueso cortical en la cara labial. Este área presenta lagunas osteocíticas y canales vasculares primarios con distribución aleatoria, características del tejido óseo entretejido. Por su parte, la zona de contacto rama-cuerpo, muestra en la cara labial lagunas osteocíticas elipsoidales con el eje mayor paralelo a la superficie, que aunque indica cierta organización parece más propio del tejido pseudolamelar con velocidad de crecimiento media. La región del cuerpo presenta una menor alteración que el resto de las regiones, lo que posibilita el estudio de la organización del tejido óseo cortical. En su cara labial, el tejido cortical presenta lagunas osteocíticas con una disposición lineal, paralela a la superficie del hueso. Esta organización permite trazar unas líneas con la misma orientación que recorren el corte y que corresponden a lamelas periósticas o lamelas circunferenciales que se superponen durante la formación de hueso. En algunos cortes se observa que las lagunas osteocíticas se disponen alrededor de los vasos sanguíneos, definiendo las lamelas concéntricas que constituyen las osteonas primarias. La superficie endóstica presenta un perfil más irregular que la superficie perióstica, posiblemente debido a la penetración de los vasos sanguíneos desde el canal medular por la formación de trabéculas, aunque no se descarta que sea debido a la fragmentación del corte histológico. Esta organización es típica del tejido óseo lamelar caracterizado por una velocidad de crecimiento lenta. Hay que destacar la presencia de unas líneas más oscuras entre las lamelas circunferenciales que podrían corresponder a líneas de reposo –*cementing* o *resting lines*. La parte izquierda de la región sinfisaria sólo conserva tejido cortical en su parte lingual donde se aprecian lagunas osteocíticas con aspecto más re-



dondeado que las observadas en el cuerpo mandibular y canales vasculares de menor tamaño que no presentan lamelas concéntricas. Además, se aprecian líneas longitudinales y paralelas a la superficie del hueso que definen las lamelas circunferenciales. Estas características indican que se trata de un tejido óseo lamelar pero con canales vasculares primarios, que en conjunto indicaría una velocidad de crecimiento media.

Individuo 9 (Figura 8.4)

En el borde anterior de la rama, este espécimen presenta hueso cortical –perióstico y endóstico– muy fino y fragmentado sin lagunas osteocíticas ni canales vasculares. También se observa una gran cantidad de hueso trabecular con características propias del tejido trabecular fino, como el reducido espacio medular. En la zona de contacto rama-cuerpo, las áreas de hueso cortical conservadas, próximas al periostio labial, presentan lagunas osteocíticas aplanadas y líneas de tonalidad más oscura corres-

Figura 8.3. La figura muestra los tipos de tejido óseo observados en las regiones señaladas del Individuo 3. En color verde se muestran las áreas de elevada velocidad de formación, en azul las de velocidad media y en amarillo las de la velocidad de formación lenta.

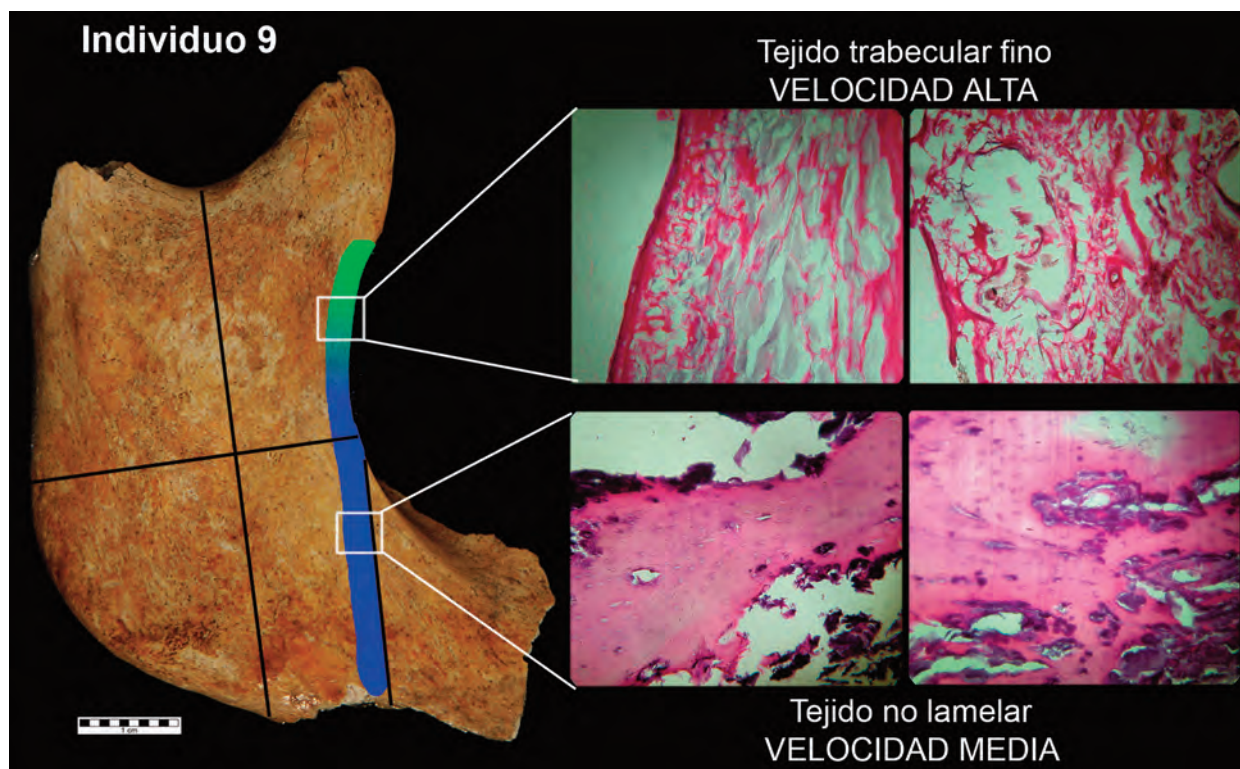


Figura 8.4. La figura muestra los tipos de tejido óseo observados en las regiones señaladas del Individuo 9. En color verde se muestran las áreas de elevada velocidad de formación, en azul las de velocidad media y en amarillo las de la velocidad de formación lenta.

pondientes a lamelas, propias del tejido lamelar que está creciendo a una velocidad media. En el cuerpo, las áreas que conservan hueso cortical presentan lagunas osteocíticas redondeadas cuya disposición no se puede determinar debido al mal estado del corte histológico.

Cortes histológicos de hueso sin descalcificar.

El análisis microscópico de los cortes histológicos obtenidos mediante corte y pulido de especímenes sin descalcificar no muestran una mejor conservación de la microestructura ósea que los obtenidos a partir de hueso descalcificado y cortado al microtomo. En general, los cortes histológicos están fragmentados, el tejido óseo desestructurado y, en muchos casos, se ha perdido la superficie del hueso (Figura 8.5). No obstante, en determinadas secciones procedentes del cuerpo mandibular del individuo 7 se observan canales vasculares cercanos a la superficie externa del hueso. Alrededor de estos vasos se distinguen corpúsculos de color negro que podrían corresponder a lagunas osteocíticas. Estas estructuras oscuras se observan tanto en el individuo 6 como en el individuo 7, en zonas próximas a la superficie externa del hueso. Sin embargo, no se distingue bien la disposición de las lagunas osteocíticas por lo que no hemos podido interpretar estos cortes histológicos.

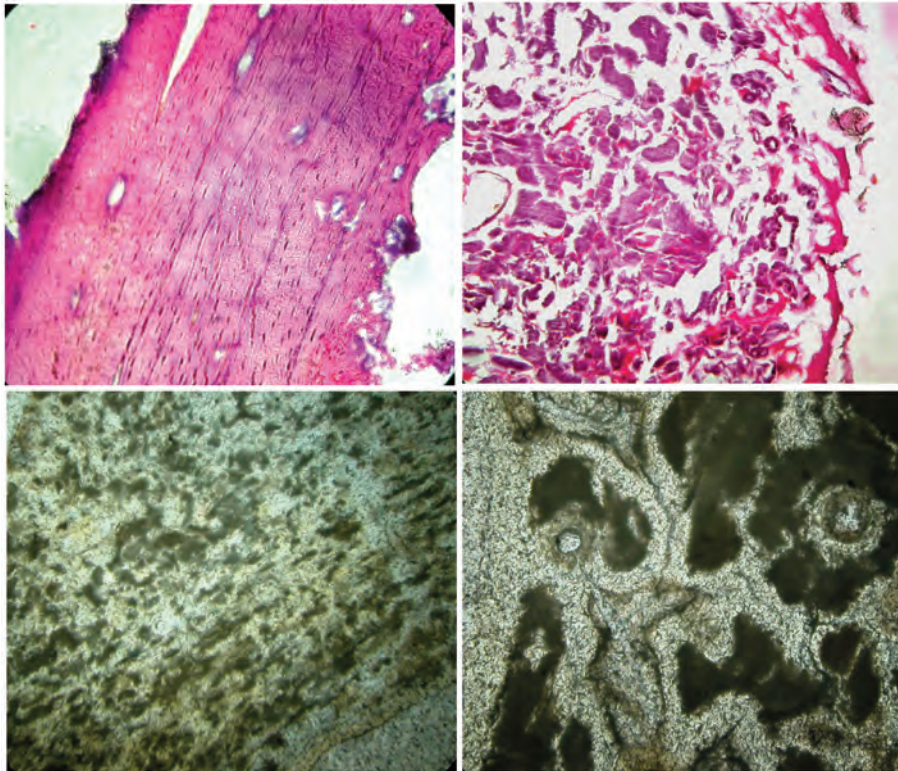


Figura 8.5. Arriba: cortes histológicos de hueso descalcificado. Abajo: cortes de hueso sin descalcificar. La microestructura del hueso se observa mejor en los cortes de hueso descalcificado.

Distribución de los tipos de tejido cortical óseo en la mandíbula humana y síntesis del mapa de velocidad de formación de hueso.

Hasta donde la muestra y su estado de conservación nos ha permitido comparar, observamos una distribución de los tipos de tejido óseo similar en todos los individuos. En la región del borde anterior de la rama, la parte más cercana al ápice de la apófisis coronoides presenta hueso trabecular fino, que se relaciona con una velocidad elevada de deposición ósea (Individuos 1 y 9). Según nos acercamos al cuerpo, se observa tejido entretejido en la parte lingual de la rama (Individuos 2 y 3) que indica una velocidad alta y tejido lamelar asociado a canales vasculares primarios y lagunas osteocíticas aplanadas en la parte bucal (Individuos 2 y 3) relacionado con una velocidad de deposición media. En la región del contacto rama-cuerpo se observa tejido lamelar con lagunas osteocíticas aplanadas (Individuo 9) y tejido pseudolamelar (Individuo 3) que indican una velocidad de formación media. En el caso del cuerpo mandibular y la región sinfisaria la identificación e interpretación de los tipos de tejido óseo se han realizado a partir de los cortes histológicos del Individuo 3. En el cuerpo mandibular a nivel del primer molar los cortes histológicos presentan tejido óseo lamelar con osteonas primarias. Estas características indican que la velocidad de formación de hueso es lenta. Por el contrario, la presencia de canales vasculares primarios asociados al tejido lamelar en la sínfisis indicaría una velocidad de deposición media.

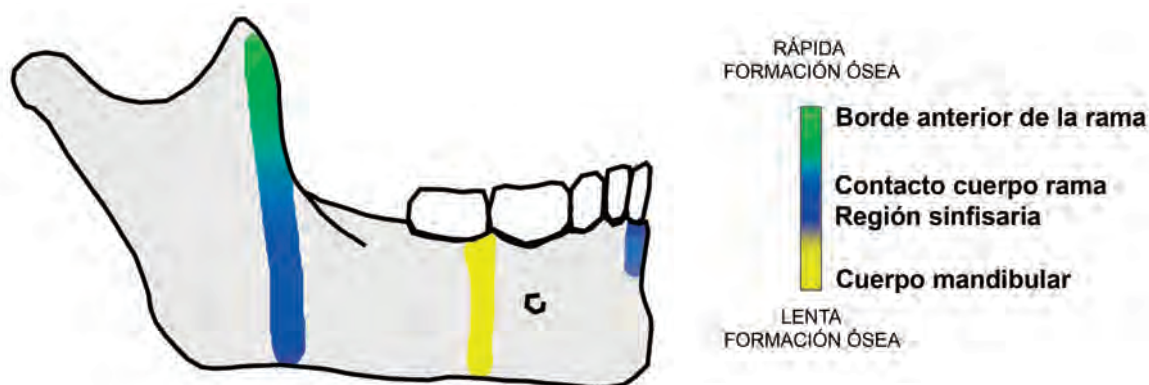


Figura 8.6. Esquema de la mandíbula donde destacamos las áreas de las que se ha obtenido información histológica. Estas áreas muestran el color que indica la información mostrada en la barra. Verde elevada velocidad de formación ósea; azul, velocidad media; amarillo velocidad de formación lenta.

La distribución general de las velocidades de formación ósea derivadas de estas descripciones se muestran en la Figura 8.6, donde se indican las distintas velocidades relativa de formación de hueso. La figura permite apreciar que la mayor velocidad se localiza en el borde anterior de la rama, que la zona de contacto rama-cuerpo y la sínfisis presentan una velocidad media, mientras que la velocidad más lenta se localizaría en la región premolar-molar del cuerpo mandibular.

Discusión

Los resultados del análisis microscópico de los cortes histológicos demuestran la existencia de distintos tipos de tejido óseo con una distribución característica en la mandíbula humana, tal y como se refleja en la Figura 8.6. En la mayor parte de las regiones, los tejidos identificados coinciden con las descripciones de trabajos previos para *Homo sapiens* y *Macaca mulatta* (Enlow, 1963, 1982; Enlow & Harris, 1964; Enlow & Hans, 1996) y son coherentes con los patrones de modelado óseo obtenidos en esta tesis (ver capítulo Resultados). La distribución de los distintos tipos de tejido óseo y su relación con la velocidad de formación de hueso propuesta en estudios previos (Ricqlès *et al.*, 1991; Stover *et al.*, 1992; Castanet *et al.*, 1996; 2000; 2004; Margerie *et al.*, 2002; 2004; Currey, 2002; Mori *et al.*, 2003; Erickson, 2005). Sin embargo, no se ha comprobado en primates, si bien Enlow (1963) nos ha permitido inferir la velocidad de formación del hueso en distintas regiones de la mandíbula. En conjunto, la mandíbula presenta mayor velocidad de formación de hueso en el borde anterior de la rama, una velocidad media en la zona de contacto rama-cuerpo y en la sínfisis y una velocidad de deposición

más lenta en la región del cuerpo a nivel premolar-molar. Sin embargo, el reducido número de especímenes, la diferencia de edad entre los mismos y la mala conservación ha impedido la elaboración de un mapa de velocidad de formación de hueso relativamente completo.

La elevada formación de hueso en el borde anterior de la rama es inferida por la presencia de tejido cortical fino. La presencia de este tipo de tejido en este área ya había sido señalada tanto en mandíbula humana (Enlow & Hans, 1996) como en *Macaca mulatta* (Enlow, 1963). La elevada velocidad de formación del borde anterior de la rama puede parecer contradictoria con las áreas de reabsorción ósea obtenidos en el análisis de la superficie de hueso (ver Resultados). Sin embargo, nuestros resultados muestran que la formación se produce en la superficie endóstica del hueso, lo cual, junto con la reabsorción perióstica, indica una dirección del crecimiento en sentido posterior, es decir, hacia el borde posterior de la rama (ver Resultados). Enlow (1963; Enlow & Harris, 1964) llegó a esta misma conclusión, indicando el origen endóstico del hueso cortical de toda esta región. Por otra parte, la combinación de tejido entretejido en el lado lingual de la parte inferior del borde anterior de la rama junto con el tejido lamelar del lado labial indica un engrosamiento de esta región, que no había sido descrita en trabajos previos.

Nuestros análisis también muestran una velocidad de deposición ósea moderada en la cara bucal de la zona de contacto cuerpo-rama asociada a la presencia de tejido lamelar. Este tipo de tejido también fue identificado por Enlow en *Homo sapiens* (Enlow & Harris, 1964) y *Macaca mulatta* (Enlow, 1963) y coincide con las áreas de la formación de hueso que hemos identificado en esta región para *Homo sapiens* (Ver Resultados). En conjunto, estos datos indicarían un aumento del grosor de la rama y un aumento de la longitud del cuerpo mandibular acorde con las propuestas de Enlow & Harris (1964).

El cuerpo mandibular presenta tejido lamelar con osteonas primarias en su cara bucal, asociado con una lenta velocidad de crecimiento. La presencia de tejido lamelar en esta región del cuerpo había sido descrito en los trabajos de Enlow (1963; Enlow & Harris, 1964) y resulta coherente con los campos de formación observado en *Homo sapiens* (Ver Resultados). El crecimiento de esta región está relacionado con el aumento en anchura de la arcada mandibular y su reducida velocidad indicaría que, durante el aumento de tamaño de la mandíbula, existe un predominio del crecimiento longitudinal frente al crecimiento lateral (Enlow & Harris, 1964; Enlow & Hans, 1996).

En la región sinfisaria, el componente alveolar de la cara lingual presenta tejido lamelar con canales vasculares primarios que indican una velocidad de crecimiento moderada. Estos datos permiten matizar los resultados obtenidos con el estudio de los patrones de modelado óseo para *Homo sapiens*, indicando que el crecimiento lingual de esta región inferido a partir de sus campos de formación se produce con una velocidad moderada. Este dato, junto con la presencia de reabsorción en la cara labial de la sínfisis, indicaría un desplazamiento lingual moderado del componente alveolar de la sínfisis. Esta interpretación coincide con los resultados obtenidos por Enlow y colaboradores (Enlow & Harris, 1964; Enlow & Hans, 1996) que indica la presencia de reabsorción perióstica/deposición endóstica en la parte labial y una reabsorción endóstica/formación perióstica en el lado lingual. Según Enlow (1964, 1982), esta disposición estaría relacionada con la deriva lingual y superior de los dientes durante el descenso del maxilar y con la deriva cortical superior de la dentición inferior para mantener el contacto oclusal.

Vistos en conjunto, nuestros datos señalan que, en la mandíbula, la mayor velocidad de formación de hueso se registra en el borde anterior de la rama, indicando un desplazamiento posterior de la rama ya propuesto en trabajos previos (Enlow, 1963; Enlow & Harris, 1964; Enlow & Hans, 1996). Al mismo tiempo, el cuerpo mandibular aumenta su longitud por formación de hueso en la zona de contacto con la rama, aunque con una velocidad relativamente menor a la que se desplaza la rama en sentido posterior. El cuerpo también crece en grosor y se desplaza lateralmente aunque lo hace de forma mucho más lenta que su crecimiento anteroposterior. En la región sinfisaria, el crecimiento medio del componente alveolar en su región lingual junto con la reabsorción en la cara labial señala un desplazamiento lingual de los dientes (Enlow & Harris, 1964; Enlow and Hans, 1996).

La ausencia de estructuras identificables en los primeros cortes obtenidos mediante la técnica de descalcificación de hueso, inclusión en parafina y corte al microtomo hizo cuestionarnos si esta metodología podría causar la desestructuración del tejido óseo. Para contrastar esta hipótesis comparamos estos cortes histológicos con los obtenidos mediante la técnica de corte y pulido, otra técnica habitualmente empleada en los estudios histológicos del hueso. Contrariamente, el método de descalcificación mostró una relativa mejor conservación de las características microestructurales del tejido óseo, aunque en ninguno de los dos casos los resultados pueden calificarse de óptimos. Este resultado pone de manifiesto la necesidad de emplear muestras bien conservadas en este tipo de análisis para obtener un máximo de información, aunque incluso con muestras de escasa calidad es posible obtener datos relevantes de regiones puntuales.

En resumen, este estudio muestra que el análisis microscópico de cortes histológicos de hueso permite obtener información acerca de la velocidad de formación del tejido óseo. A pesar de la información relativamente escasa obtenida de la muestra analizada, los resultados son coherentes con estudios previos y permiten completar el vector de crecimiento de regiones puntuales de la mandíbula. Queda pues de manifiesto la importancia de este tipo de estudios en futuros análisis de los procesos de crecimiento óseo. Además sería necesario desarrollar nuevas metodologías que permitan determinar la velocidad de crecimiento sin causar la destrucción de las muestras, para su aplicación en restos fósiles o en restos actuales de especial importancia.

Anexos 1-7: Protocolos

Anexo 1: Descalcificación con Versenato (EDTA).

La descalcificación con agentes quelantes como el etilendiaminotetraacetato sódico (EDTA) es mínimamente agresivo con el tejido y no causa artefactos ni afecta la coloración. El punto de descalcificación no es crítico y el proceso es lento. Se ha de cambiar el líquido cada dos o tres días.

Soluciones:

Solución de formol-EDTA: mezclar 10cc de Formaldehído (37%) con 90cc de agua destilada y 5,5 gramos de EDTA (Etilendiamintetraacetato sódico).

Proceso:

1. Sumergir el hueso en la preparación de Versenato (EDTA).
2. Cambiar la solución cada dos o tres días hasta que el hueso adquiriera una textura gomosa.
3. Deshidratar en alcohol al 70°.

Anexo 2: Descalcificación con Perenyi.

Proceso de descalcificación de bloques tisulares incluidos en parafina. Durante el proceso de corte de los bloques incluidos en parafina, aparecen a menudo calcificaciones no detectadas durante el muestreo del material o restos de tejido insuficientemente descalcificado. En estos casos se producen graves desperfectos en la cuchilla, que pueden llegar a impedir que se realicen las secciones necesarias.

Soluciones:

Solución de Perenyi: mezclar en el momento de usar 40 cc de ácido nítrico al 10%, 30 cc de alcohol absoluto y 30 cc de ácido crómico al 0,5.

Proceso:

Sumergir la superficie del bloque en líquido de Perenyi cuatro horas antes de realizar el corte.

Anexo 3: Protocolo de inclusión en parafina.*Reactivos:*

Etanol al 50%, 70%, 96% y absoluto
Benzol
Parafina

Proceso:

1. Deshidratación: sumergir el tejido en una serie de alcoholes de concentración creciente terminando con dos o tres baños de alcohol absoluto. Piezas de hasta 5 mm de grosor se mantendrán 30 minutos en cada baño. Si son más gruesas, estarán en cada alcohol de 12 a 24 horas.
2. Impregnación en benzol (disolvente de parafina): sumergir las muestras deshidratadas en benzol. Al agregar el benzol no debe aparecer ninguna turbidez. Si se pone blanco lechoso repetir el baño de alcohol absoluto.
Aclaremos en benzol hasta que la pieza se ponga translúcida.
3. Impregnación en parafina: sumergir las piezas en parafina calentada a 52-55 °C. Mantener la parafina líquida en la estufa a no más de 56 °C. Cambiar la parafina 3 veces cada 2 horas.
4. Formación de los bloques de parafina: verter parafina fundida (calentada a 60-65°C) en moldes de papel o de metal (barras de Leuckart). Colocar las piezas de hueso horizontales dentro de la parafina y sumergir parcialmente el molde bajo el agua.

Cuando el exterior del bloque de parafina se haya solidificado, desmoldar e introducirlo en agua fría para completar la solidificación del núcleo de parafina. A los 15-30 minutos la parafina se habrá solidificado completamente. Recortar los bloques en forma de pirámide cuadrangular truncada para realizar los cortes con el microtomo.

Anexo 4: Tinción con Hematoxilina-Eosina.

Tinción rutinaria en histología animal y anatomo-patológica. La hematoxilina es un colorante básico que tiñe estructuras ácidas de azul purpúreo. Núcleos, ribosomas y retículo endoplásmico rugoso tienen una gran afinidad por este colorante debido a su alto contenido en ácidos nucleicos. La eosina es un colorante ácido que tiñe estructuras básicas de rojo o rosa. La mayoría de las proteínas citoplásmicas son básicas y por ello el citoplasma se tiñe de color rosa o rojo rosado, generalmente. La matriz ósea descalcificada es fuertemente eosinófila por su alto contenido en colágeno (básico).

Soluciones y reactivos:

Hematoxilina: disolver 500 mg de hematoxilina y 100 mg de yodato en una solución de 100 ml de glicerina, 400 ml de agua destilada y 25 ml de alumbre potásico.

Eosina: disolver 1 gramo de eosina en 100 ml de agua destilada

Etanol al 50%, 70%, 96% y absoluto

Xilol absoluto

Proceso:

Sumergir los cortes en las siguientes soluciones durante el tiempo indicado

10' Xilol

5' Alcohol absoluto

5' Alcohol 96°

5' Alcohol 70°

5' Alcohol 50°

Lavar unos segundos en agua destilada

4' Hematoxilina

30'-1h en Agua del grifo

30"-1' Eosina

2"-3" Alcohol 96°

2"-3" Alcohol absoluto

2"-3" Xilol

Anexo 5: Tinción con Azul Alcían.

El Azul Alcían es una tinción de mucinas que puede ser usada en unión con otros métodos de tinción como Hematoxilina-Eosina o Van Gieson. Ciertos tipos de mucinas, pero no todos, se tiñen de azul con el método del Azul Alcían, como el cartílago.

Proceso:

1. Desparafinar las secciones, aclarar en alcohol y en agua destilada.
2. Teñir en Azul Alcían al 1% en ácido acético al 3% (pH 2,5) durante 5 minutos.
3. Aclarar en agua corriente del grifo.
4. Contrastar con rojo neutro al 1% durante 1 minuto.
5. Aclarar en agua del grifo.
6. Deshidratar, aclarar y montar.

Anexo 6: Tinción con Tricrómico de Masson

Es una técnica para la coloración de fibras colágenas y elásticas. Se observan tres colores distintos; tejido conjuntivo de verde, tejido muscular de verde pardo, eritrocitos de rojo, núcleos azul negro y citoplasma y fibras musculares rosa.

Proceso:

1. Desparafinado. colocar el porta en la estufa durante 30 min. a 60°. Sumergir en xilol durante 10 o 15 min.
2. Hidratación. sumergir en una serie descendente de alcoholes, etanol absoluto-5min, etanol 96°-5min y etanol 70°-5min.
3. Lavar en H₂O destilada.
4. Hematoxilina de Weigert – 5 min.
5. Lavar con agua corriente – 10 min.
6. Fucsina de Ponceau – 5 min.
7. Ácido fosfomolibdico – 5 min.
8. Ácido fosfomolibdico – 5 min.
9. Verde luz – 5-7 min.
10. Deshidratar: sumergir 5 en una serie creciente de alcoholes, etanol de 70°, alcohol de 96° y xilol.
11. Montar.

Anexo 7: Tinción con PAS / Azul Alcían.

El Ácido Peryódico de Schiff (PAS) tiñe carbohidratos complejos de un color rojo oscuro, tradicionalmente conocido como magenta. El cartílago y, hasta cierto punto, el colágeno, son PAS positivos.

Soluciones y reactivos:

Reactivo de Schiff: disolver 1 g de fucscina básica en 200 ml de agua destilada hirviendo, quitando el matraz del calor antes de disolver. Dejar enfriar a 50 °C y añadir 2 g de metabisulfito potásico, mezclando. Dejar enfriar a temperatura ambiente y añadir 2 ml de HCl concentrado, mezclar y dejar reposar toda la noche en oscuridad. Añadir 0,2 g de carbón activo y agitar 1-2 minutos. Filtrar con un filtro de papel nº 1. La solución debe ser clara, de color amarillo pálido. Guardar en botella oscura a 4 °C.

Hematoxilina de Mayer: añadir 1 gramo de hematoxilina, 50 gramos de alumbre y 200 miligramos de yodato sódico en 1 litro de agua destilada, disolver mediante calor y agitación, o dejándola toda la noche a temperatura ambiente. Añadir el 50 gramos de hidrato de cloral y 1 gramo de ácido cítrico y hervir la mezcla durante 5 minutos. Enfriar y filtrar.

Azul alcian: disolver 1 gramo de azul alcian en 100 ml de ácido acético al 3% (ph 2,5).

Ácido peryódico al 1%. Se mantiene durante un mes, por lo que hay que prepararlo fresco si fuese necesario.

Proceso:

1. Desparafinar, deshidratar y aclarar en agua destilada.
2. Teñir en solución de azul alcían durante 5 minutos.
3. Lavar en agua destilada.
4. Oxidar con ácido peryódico durante 5 minutos.
5. Lavar en agua destilada, lavar en agua corriente durante 5 minutos y aclarar en agua destilada.
6. Teñir con reactivo de Schiff durante 15 minutos.
7. Lavar en agua destilada, después en agua corriente durante 5 minutos y aclarar con agua destilada.
8. Hematoxilina de Mayer, 1 minuto.
9. Diferenciar en agua corriente.
10. Deshidratar, aclarar y montar.

Conclusiones

En la presente tesis se han analizado al microscopio óptico de luz incidente réplicas de alta resolución del esqueleto facial y la mandíbula de especímenes de los homínidos fósiles *Homo heidelbergensis* –Atapuerca SH y Arago– y *H. neanderthalensis* –El Sidrón y Zaskalnaya VI– así como de individuos inmaduros y adultos de las especies actuales *H. sapiens*, *P. troglodytes* y *G. gorilla*. Este análisis nos ha permitido identificar las áreas de formación y reabsorción de hueso y elaborar los patrones de modelado óseo de los especímenes estudiados. A partir de estos patrones se han podido establecer:

1. La existencia de un patrón de modelado óseo común característico para cada especie. De este modo, hemos obtenido el patrón de modelado óseo común de las mandíbulas de *Homo heidelbergensis* –Atapuerca SH– y *H. neanderthalensis* –El Sidrón– y el patrón de modelado óseo común del esqueleto facial y la mandíbula de *H. sapiens*, *P. troglodytes* y *G. gorilla*.
2. La existencia de diferencias en los patrones de modelado óseo relacionadas con la edad. Consecuentemente, se rechaza la hipótesis planteada sobre la conservación del patrón de modelado óseo en la ontogenia y, por lo tanto, no es posible inferir los procesos de crecimiento en el desarrollo de una especie a partir del patrón de individuos inmaduros o adultos.
3. Las direcciones de los vectores de crecimiento de cada región facial y mandibular dentro del sistema craneofacial y las hemos interpretado en el marco teórico de la biología craneofacial para conocer su significado biológico y comprender los cambios que ha experimentado el complejo craneofacial. En conjunto, las direcciones de crecimiento obtenidas muestran un vector de crecimiento general anteroinferior del complejo craneofacial en todas las especies.
4. Se ha planteado un modelo de crecimiento craneofacial para cada especie, incorporando en las especies actuales las variaciones del patrón de modelado óseo durante la ontogenia. En *Homo sapiens* el modelo indica un crecimiento anteroinferior del complejo facial y la mandíbula con un predominio del componente vertical de crecimiento en la etapa inmadura y predominio horizontal en la etapa adulta. Existen variaciones ontogenéticas en el patrón de modelado óseo desarrollo localizadas en la parte anterior de la maxila y en la rama mandibular. En *Pan troglodytes* existe un crecimiento anteroinferior pero con predominio del componente horizontal. En esta especie destaca la conservación del patrón del esqueleto facial en inmaduros y adultos, mientras que en la mandíbula la rama muestra la mayor variación. *Gorilla gorilla* también presenta un crecimiento anteroinferior con predominio del componente vertical. En esta especie, como en *Homo sapiens*, se observa variación ontogenética en el patrón de modelado óseo en la parte anterior del esqueleto facial y en la rama mandibular.
5. Los patrones de modelado óseo de la mandíbula de las especies *Homo heidelbergensis* y *Homo neanderthalensis* muestran cierta relación con características de esta línea neandertal: morfología

cuadrangular de la mandíbula, región sinfisaria ancha, foramen mentoniano retrasado y espacio retromolar.

6. La existencia de diferencias entre el patrón de modelado óseo común de *Homo sapiens* y el patrón propuesto por Enlow (1982). Nuestros resultados indican la existencia de dos patrones de modelado óseo en el desarrollo de esta especie, uno para los individuos inmaduros y otro para los individuos adultos, frente al patrón inmaduro de Enlow. Las diferencias consisten en un predominio de formación en la superficie bucal de la rama mandibular y aumento de la reabsorción en la superficie lingual del cuerpo y la rama. Estas variaciones ontogenéticas responden a los cambios ocurridos en el complejo craneofacial: cese del aumento de volumen del cerebro y del incremento de la base del cráneo y la fusión de las suturas craneales.

7. La comparación interespecífica de los patrones de modelado óseo nos muestra una gran similitud en el esqueleto facial, excepto en *Homo sapiens*. Todas las especies de primates presentan un área común correspondiente a la región supraorbitaria cubierta por campos de formación ósea y dos áreas de variación donde se observa reabsorción una en la región de la sutura cigomáticomaxilar y otra en la parte anterior de la maxila. En la mandíbula existe mayor similitud en la región sinfisaria y en la superficie bucal del cuerpo mandibular, mientras que las diferencias se localizan en la superficie lingual del cuerpo y en la rama mandibular.

Las especies de *Macaca mulatta*, *Macaca fascicularis*, *Cercocebus atys* y *Procolobus verus*, así como *Pan troglodytes* y *Austrolophitecus* se caracterizan por el predominio de la formación ósea en el esqueleto facial y variaciones en la región de la sutura cigomáticomaxilar.

Las especies *Gorilla gorilla*, *Paranthropus* y *Homo sapiens* muestran campos de reabsorción ósea en la parte anterior de la maxila, que en nuestra especie se extiende por toda su superficie.

En la mandíbula, se observan características propias del género *Homo* como la combinación de formación y reabsorción en la superficie labial de la sínfisis, reabsorción en la superficie lingual del cuerpo y reabsorción en el área comprendida entre el bode anterior de la rama y la cresta endocoronoidea.

8. Hemos identificado las velocidades relativas de formación de hueso en la mandíbula humana mediante la interpretación de la microestructura del tejido óseo, lo que nos ha permitido determinar una mayor velocidad en el borde anterior de la rama, una velocidad media en la zona de contacto cuerpo-rama y en la región sinfisaria y una menor velocidad en el cuerpo mandibular.

Bibliografía

- Aiello, L. and Dean, C. (1990). An introduction to human evolutionary anatomy. Academic Press, London.
- Akgül, A. A. and Toygar, U. T. (2002). Natural craniofacial changes in the third decade of life: a longitudinal study. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics*, 122: 512-522.
- Athanasiou, A., Droschl, H. and Bosch, C. (1992). Data and patterns of transverse dentofacial structure of 6- to 15-year-old children: a posteroanterior cephalometric study. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics*. 101: 465–471.
- Amprino, R. (1947). La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. *Archives de Biologie (Liège)*. 58: 315-330.
- Ankel-Simons, F. (2000). *Primate Anatomy*. Second Edition. Academic Press, San Diego.
- Anemone, R. L., Mooney, M. P. and Siegel, M. I. (1996). Longitudinal study of dental development in chimpanzees of known chronological age: implications for understanding the age at death of Plio-Pleistocene hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 99: 119-133.
- Arensburg, B., Kaffe, I. and Littner, M. M. (1989). The anterior buccal mandibular depressions: ontogeny and phylogeny. *American Journal of Physical Anthropology*, 78: 431-437.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J.M., Lorenzo, C., García, N. and Ortega, A.I. (1997). Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). The site. *Journal of Human Evolution*. 33: 109-127.
- Ascenzi, A., Bonucci, E. and Bocciarelli, D. S. (1967). An electron microscope study on primary periosteal bone. *Journal Ultrastruct. Res.* 18: 605-618.
- Bastir, M. and Rosas, A. (2004a). Facial heights: evolutionary relevance of postnatal ontogeny for facial orientation and skull morphology in humans and chimpanzees. *Journal of Human Evolution*. 47: 359-381.
- Bastir, M. and Rosas, A. (2004b). Facial heights: evolutionary relevance of postnatal ontogeny for facial orientation and skull morphology in humans and chimpanzees. *Journal of Human Evolution*. 47: 359-381.
- Bastir, M., O'Higgins, P. and Rosas, A. (2007). Facial ontogeny in Neanderthals and modern humans. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*. 7: 1125-1132.
- Bermúdez de Castro, J. M. (1986). Dental remains from Atapuerca (Spain) I. Metrics. *Journal of Human Evolution*. 15: 265-287.
- Bermúdez de Castro, J. M., Bromage, T. G. and Fernández-Jalvo, Y. (1989). El MEB y la técnica de réplicas aplicados en paleontología humana y tafonomía. *Colección Nuevas Tendencias*. E. Aguirre. Madrid, Publicaciones CSIC. 10: 161-178.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Lozano, M., Sarmiento, S. and Muela, A. (2004). Paleodemography of the Atapuerca-Sima de los Huesos hominin sample: a revisión and new approaches to the paleodemography of the european middle Pleistocen population. *Journal of Anthropological Research*. 60: 5-26.
- Bischoff, J.L., Fitzpatrick, J.A., Leon, L., Arsuaga, J.L., Falgueres, C., Bahain, J.J. and Bullen, T. (1997). Geology and preliminary dating of the hominid-bearing sedimentary fill of the Sima de los

- Huesos Chamber, Cueva Mayor of the Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. *Journal of Human Evolution*. 33: 129-154.
- Bischoff, J.L., Williams, R. W., Rosenbauer, R. J., Aramburu, A., Arsuaga, J.L., García, N., and Cuenca-Bescós, G. (2007). High-resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields 600± kyrs: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. *Journal of Archaeological Science*. 34: 763-770.
- Björk, A. (1955). Facial growth in man, studied with the aid of metallic implants. *Acta odontologica Scandinavica*. 13: 9-34.
- Björk, A. (1969). Prediction of mandibular growth rotation. *American Journal of Orthodontics*. 55: 586-599.
- Björk, A. (1991). Facial growth rotation - reflections on definition and cause. *Proceedings of the Finnish Dental Society*. 87: 51-58.
- Björk, A. (2007). Sutural growth of the upper face studied by the implant method. *European Journal of Orthodontics*. 29: i82-i88.
- Björk, A., Sarnäs, K. and Rune, B. (1995). Intramatrix rotation - the frontal bone. *European Journal of Orthodontics*. 17: 3-7.
- Björk, A. and Skieller, V. (1972). Facial development and tooth eruption. An implant study at the age of puberty. *American Journal of Orthodontics*. 55: 339-383.
- Björk, A. and Skieller, V. (1976). Postnatal growth and development of the maxillary complex. In FA McNamara, Jr. (ed.): *Factors Affecting the Growth of the Midface*. Monograph, 6, Craniofacial Growth Series, Ann Arbor: University of Michigan, pp 61-99.
- Björk, A. and Skieller, V. (1983). Nomal and abnormal growth of the mandible. A synthesis of longitudinal cephalometric implant studies over a period of 25 years. *European Journal of Orthodontics*. 5: 1-46.
- Bloom, W. and Fawcett, D. W. (1994) *A textbook of histology*. New York and London: Chapman and Hall.
- Boyde, A. (1972). Scanning electron microscope studies of bone. In: *The Biochemistry and Physiology of Bone*. Vol. I, 2nd ed., Bourne, G.H. (ed.) Academic Press, Inc., New York, pp. 259-310.
- Boyde, A. and Hobdell, M.H. (1969). Scanning electron microscopy of lamellar bone. *Z. Zellforsch*, 93: 213-231.
- Boyde, A. and Jones, S. J. (1972). Scanning electron microscopic studies of the formation of mineralized tissues. In: *Developmental Aspects of Oral Biology*, Slavkin, H.C. and Bavetta, L.A. (eds.). Academic Press, Inc. New York, pp. 243-274.
- Boyde A, and Lester KS (1967) Electron microscopy of resorbing surfaces of dental hard tissues. *Zeitschrift für Zellforschung* 83:538-548.
- Bromage, T.G. (1982). Mapping remodeling reversals with the aid of the scanning electron microscope. *American Journal of Orthodontics*. 81: 314-320.
- Bromage, T.G. (1984a). Interpretation of scanning electron microscopic images of abraded forming bone surfaces. *American Journal of Physical Anthropology*. 64: 161-178
- Bromage, T.G. (1984b). Surface remodelling studies on fossil bone. *Journal of Dental Research*. 63: 491.
- Bromage, T.G. (1985). Systematic inquiry in tests of negative/positive replica combinations for SEM.

- Journal of Microscopy. 137: 209-216.
- Bromage, T.G. (1986). A comparative scanning electron microscope study of early hominid facial growth and remodeling. Ph. D. Dissertation, University of Toronto.
- Bromage, T.G. (1987). The scanning electron microscopy/replica technique and recent applications to the study of fossil bone. *Scanning Microscopy*. 1: 607-613.
- Bromage, T.G. (1989). Ontogeny of the early human face. *Journal of Human Evolution*. 18: 751-773.
- Bromage, T.G. (1992). The ontogeny of Pan troglodytes craniofacial architectural relationships and implications for early hominids. *Journal of Human Evolution*. 23: 235-251.
- Brulle & Hugueny (1845) Experiences sur le developpement des os mammiferes et les oiseaux. *Ann. Sci. Nat.*, IV: 283-357.
- Burger, E. H. and Klein-Nulend, J. (1999). Mechanotransduction in bone - role of the lacuno-canalicular network. *FASEB J*. 13 (S): S101-S112.
- Carroll, S. B., Grenier, J. K. and Weatherbee, S. D. (2001). From DNA to diversity. Molecular genetics and the evolution of animal design. Blackwell Science.
- Castanet, J., Grandin, A., Abourachid, A. and Ricqles, A. (1996). Expression de la dynamique de la croissance dans la structure de l'os périostique chez Ana platyryncos. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*. 319: 301-308.
- Castanet, J., Curry, K., Cubo, J. and Boisard, J. J. (2000). Periosteal bone growth rates in extant ratites (ostriche and emu). Implication for assessing growth in dinosaurs. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*. 323: 543-550.
- Castanet, J, Croci, S, Aujard, F, Perret, M, Cubo, J and Margerie, E (2004). Lines of arrested growth in bone and age estimation in a small primate: *Microcebus murinus*. *Journal of zoology (London)*. 263: 31-39.
- Cate, A. R. T. (1998). *Bone: Oral Histology: Development, Structure and Function*. St. Louis: Mosby, pp. 104-127.
- Chamberlain AT, and Wood BA (1987) A reappraisal of variation in hominid mandibular corpus dimensions. *American Journal of Physical Anthropology* 66:399-405.
- Collard, M. and Wood, B. (2000). How reliable are human phylogenetic hypotheses?. *PNAS*. 97: 5003-5006.
- Collard, M. and Wood, B. A. (2001). Homoplasy and the early hominid masticatory system: inferences from analyses of living hominoids and papionins. *Journal of Human Evolution*. 41: 167-194.
- Condemi, S. (1991). Some considerations concerning Neandertal features and the presence of Neandertal in the Near East. *Rivista di Antropologia*. 69: 27-38.
- Coqueugniot, H. and Minugh-Purvis, N. (2003). Ontogenetic patterning and phylogenetic significance of mental foramen number and position in the evolution of Upper Pleistocene *Homo sapiens*. Patterns of growth and development in the genus *Homo*. G. K. a. A. N. JT Thompson. Cambridge, Cambridge University Press: 343-360.
- Coqueugniot, H. (2000). La position du foramen mentonnier chez l'enfant: révision ontogénétique et phylogénétique. *Bulletins et mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*. 3-4: 227-246.
- Corruccini, R.S. (1994). In *Integrative Approaches to the Past: Paleoanthropological Advances in Honor of F. Clark Howell*, eds. Corruccini, R.S. & Ciochon, R. L. (Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ), pp. 167-183.

- Cortella, S., Shofer, F. S. and Ghafari, J. (1997). Transverse development of the jaws: norms for the posteroanterior cephalometric analysis. *American Journal of Orthodontist and Dentofacial Orthopedics*. 112: 519-522.
- Currey J. D. (2002). *Bones: Structure and Mechanics*. Princeton University Press, Princeton.
- Daegling, D. J. (1990). Biomechanics of cross-sectional size and shape in the hominoid mandibular corpus. *American Journal of Physical Anthropology*.
- Daegling, D. J. (1993). Shape variation in the mandibular symphysis of apes: an application of a median axis method. *American Journal of Physical Anthropology*. 91: 505-16.
- Daegling, D. J. (1996). Growth in the mandibles of African apes. *Journal of Human Evolution*. 30: 315-341.
- Daegling, D. J. (2001). Biomechanical scaling of the hominoid mandibular symphysis. *Journal of Morphology*. 250: 12-23.
- Daegling, D. J. (2007). Relationship of bone utilization and biomechanical competence in hominoid mandibles. *Archives of Oral Biology*. 52: 51-63.
- Daegling, D. J. and Grine, F. E. (1991). Compact bone distribution and biomechanics of early hominid mandibles. *American Journal of Physical Anthropology*. 86:321-339.
- Daegling, D. J. and Hotzman, J. L. (2003). Functional significance of cortical bone distribution in anthropoid mandibles: an in vitro assessment of bone strain under combined loads. *American Journal of Physical Anthropology*. 122: 38-50.
- Daegling, D. J. and Hylander, W. L. (2000). Experimental observation, theoretical models, and biomechanical inference in the study of mandibular form. *American Journal of Physical Anthropology*. 112: 541-551.
- Darwin, C. (1859). *The origin of the species*. Murray, London.
- Delattre, A. and Fenart, R. (1960). *L'hominisation du crâne, étudiée par la méthode vestibulaire*. éd. du CNRS. Paris.
- Dibbets, J. (1985). The puzzle of growth rotation. *American Journal of Orthodontics*. 87: 473-480.
- Dobson, S. D. and Trinkaus, E. (2002). Cross-sectional geometry and morphology of the mandibular symphysis in Middle and Late Pleistocene Homo. *Journal of Human Evolution*. 43: 67-87.
- DuBrul, E. L. and Sicher, H. (1954). *The adaptive chin*. Springfield, IL: Charles Thomas.
- Duterloo, H. and Enlow, D. H. (1970). A comparative study of cranial growth in Homo and Macaca. *American Journal of Anatomy*. 127: 357-368.
- Endo, B. (1966). Experimental studies on the mechanical significance of the form of the human facial skeleton. *Journal of the Faculty of Science of the University of Tokyo*. 3: 100-106.
- Enlow, D. H. (1962) A study of the postnatal growth and remodeling of bone. *American Journal of Anatomy*. 110: 79-101.
- Enlow, D. H. (1963). *Principles of bone remodeling*. Charles C. Thomas Publisher. Springfield, Illinois, USA.
- Enlow, D. H. (1966a). A comparative study of facial growth in Homo and Macaca. *American Journal of Physical Anthropology*. 24: 293-308.
- Enlow, D. H. (1966b). A morphogenetic analysis of facial growth. *American Journal of Orthodontics*. 52: 283-299.
- Enlow, D. H. (1982). *Handbook of facial growth*. (2nd edition) Philadelphia, London, Toronto. W.B.

- Saunders Company.
- Enlow, D. H. and Azuma, M. (1975). Functional growth boundaries in the human and mammalian face. *Birth Defects: Original Article Series*, Vol. XI (7): 271-230.
- Enlow, D. H. and Bang, S. (1965). Growth and remodeling of the human maxilla. *American Journal of Orthodontics*. 51: 446-464.
- Enlow, D. H. and Brown, S. O. (1956). A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part I. Introduction, methods, fish and amphibian bone tissues. *Tex. J. Sci.* 7:405-443.
- Enlow, D. H. and Brown, S. O. (1957). A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part II. Reptilian and bird bone tissues. *Tex. J. Sci.* 9.
- Enlow, D. H. and Brown, S. O. (1958). A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part III. Mammalian bone tissues. General discussion. *Tex. J. Sci.* 10:187-230.
- Enlow, D. H. and Harris, D. B. (1964). A study of the postnatal growth of the human mandible. *American Journal of Orthodontics*. 50: 25-49.
- Enlow, D. H. and Hans, M. G. (1996). *Essentials of Facial Growth*. W.B. Saunders Company, Philadelphia, USA.
- Enlow, D. H. and Hunter, W.S. (1968). Growth of the face in relation to the cranial base. *European Orthodontics Society, Report of the 44th Congress*.
- Enlow DH, and Moyers RE (1971) Growth and architecture of the face. *JADA* 82:763-774.
- Enlow, D. H., Kuroda, T. and Lewis, A. B. (1971). The morphological and morphogenetic basis for craniofacial form and pattern. *The Angle of Orthodontics*. 41: 161-185.
- Enlow DH, DiGangi D, McNamara J, and Mina M (1988). An evaluation of the morphogenetic and anatomic effects of the functional regulator utilizing the counterpart analysis. *European Journal of Orthodontics* 10:192-202.
- Erickson, G. M. (2005). Assessing dinosaur growth patterns: a microscopic revolution. *Trends Ecol. Evol.* 20: 596-597.
- Falguères, C., Yokoyama, Y., Shen, G., Bischoff, J. L., Ku, T. L. and Lumley, H. (2004). New U-series dates at the Caune de l'Arago, France. *Journal of Archaeological Science*. 31: 941-952.
- Flourens, M. (1845). Experiences sur la resorption et la reproduction successives des tetes des os. *Ann. Sci. Nat. Zoologie*. IV: 358-363.
- Fortea, J., Rasilla, M., Fortea, J., Martínez, E., Sánchez-Moral, S., C Cañaveras, J., Cuezva, S., Rosas, A., Soler, V., Julià, R., Torres, T., Ortiz, J. E., Castro, J., Badal, E., Altuna, J. and Alonso, J. (2003). La cueva del Sidrón (Borines, Piloña, Asturias): primeros resultados. *Estudios Geológicos*. 59: 159-179.
- Francillon-Viellot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F.J., sire, J.Y., Zylberbeg, L. and de Ricqlès, A. (1990). Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: *Skeletal Biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*. Volume I. Joseph F. Carter, editor. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Franciscus, R. G. and Trinkaus, E. (1995). Determinants of the retromolar space in Pleistocene Homo mandibles. *Journal of Human Evolution*. 28: 577-595.
- Friede, H. (1981). Normal development and growth of the human neurocranium and cranial base. *Scandinavian journal of plastic and reconstructive surgery*. 15: 163-169.
- Frost, H. M. (1986). *Intermediary organization of the skeleton*. CRC Press, Boca Raton.

- Frost, H. M. (1987). The mechanostat: A proposed pathogenetic mechanism of osteoporoses and the bone mass effects of mechanical and nonmechanical agents. *Journal of Bone and Mineral Research*. 2:73-85.
- Frost, H. M. (1996). Perspectives: a proposed general model of the "Mechanostat" (Suggestion from a new skeletal-biologic paradigm). *The Anatomical Record*. 244: 139-147.
- Geddes, A. D. (1996). Animal models of bone disease. In J. P. Bilezikian, L. G. Raisz & G.A. Rodan (eds): *Principles of Bone Biology*, pp. 1343-1354. London Academic Press, San Diego.
- Gomes, A. S. and Lima, E. M. (2006). Mandibular growth during adolescence. *The Angle of Orthodontist*. 76: 786-790.
- Goret-Nicaise, M. (1982). The mandibular symphysis of the newborn. Histologic and micro radiographic study. *Revue de stomatologie et de chirurgie maxillo-faciale*. 83: 266-272
- Grundy, J.R. (1971) An intra-oral replica technique for use with the scanning electron microscope. *British Dental Journal*. 130: 113-117.
- Gould, S. J. (1977). *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press.
- Hahn von Dorsche, S., Fanghänel, J., Kubein-Meesenburg, D., Nägerl, H. and Hanschke, M. (1999). Interpretation of the vertical and longitudinal growth of the human skull. *Ann Anat* 181 99-103.
- Hall, B. K. (2003a). Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms. *The International journal of developmental biology*. 47: 491-495.
- Hall, B. K. (2003b). Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through and analysis of development and evolution. *Biol. Rev.* 78: 409-433.
- Harrison, T. (1993). In *Species, Species Concepts and Primate Evolution*, eds. Kimbel, W. H. & Martin, L. B. (Plenum, New York), pp. 345-371.
- Hans, M.G., Enlow, D.H. and Noachtar, R. (1995). Age-related differences in mandibular ramus growth: a histologic study. *The Angle Orthodontist*. 65: 335-340.
- Hedges, R.E.M., Housley, R.A., Petitt, P.B., Bronk Ramsay, C. y Van Klinken, G.J. (1996) Radiocarbon dates from the Oxford AMS system: *Archaeometry Datelist 21*. *Archaeometry*. 38:181-207.
- Hill, P. A. and Orth, M. (1998). Bone Remodelling. *British Journal of Orthodontics*. 25: 101-107.
- Hinrichsen, K. V. (1990). *Humanembryologie*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Huertas, D. and Ghafari, J. (2001). New posteroanterior cephalometric norms: a comparison with craniofacial measures of children treated with palatal expansion. *The Angle Orthodontist*. 71: 285-292.
- Humphrey, L. T., Dean, M. C. and Stringer, C. B. (1999). Morphological variation in great ape and modern human mandibles. *Journal of Anatomy*. 195: 491-513.
- Hylander, W. L. (1984). Stress and Strain in the Mandibular Symphysis of Primates: A Test of Competing Hypotheses. *American Journal of Physical Anthropology*. 64: 1-46
- Hylander, W. L. (1985). Mandibular function and biomechanical stress and scaling. *American Zoologist*. 25: 315-330.
- Hylander, W. L. (1988). Implications of in vivo experiments for interpreting the functional significance of robust australopithecine jaws. In Grine, F. E. (ed). *Evolutionary History of the Robust Australopithecine*. Aldine de Gruyter, New York, pp. 55-83.
- Hylander, W. L. and Johnson, K. R. (1992). Strain gradients in the craniofacial region of primates. In Z. Davidovitch (ed). *The biological mechanisms of tooth movement*. pp: 559-569. Columbus,

- Ohio State University College of Dentistry.
- Hylander, W. L., Picq, P. G. and Johnson, K. R. (1991a). Masticatory-stress hypotheses and the supraorbital region of the primates. *American Journal of Physical Anthropology*. 86:1-36.
- Hylander, W. L., Picq, P. G. and Johnson, K. R. (1991b). Function of the supraorbital region of primates. *Arch. Oral Biology*. 36:273-281.
- Johnson, P. A., Atkinson, P. J. and Moore, W. J. (1976). The development and structure of the chimpanzee mandible. *Journal of Anatomy*. 122: 467-477.
- Jones, S. J. and Boyde, A. (1970) Experimental studies on the interpretation of bone surfaces studied with the SEM. Scanning Electron Microscope. In *Scanning electron microscopy* (O. Johari, I.I.T., ed.) pp. 193-200. Chicago, Illinois: Research Institute.
- Jones, S.J. and Boyde, A. (1976) Is there a relationship between osteoblasts and collagen orientation in bone?. *Israel Journal of Medicine Science*. 12: 98-107.
- Karavanic, I. and Smith, F.H. (1998). The Middle/Upper Paleolithic interface and the relationship of Neanderthals and early modern humans in the Hrvatsko Zagorje, Croatia. *J. Hum. Evol.* 34: 223-248.
- Kolosov, Y.G., Kharitonov, V.M. and Yakimov, V.P. (1975). Palaeoanthropic specimens from the site Zaskalnaya VI in the Crimea. In: Tuttle R.H. (Ed.) *Paleoanthropology, Morphology and Palaeoecology*, pp. 419-428.
- Kramer, A., Donnelly, S. M., Kidder, J. H., Ousley, S. D. and Olah, S. M. (1995). Craniometric variation in large-bodied hominoids: testing the single-species hypothesis form *Homo habilis*. *Journal of Human Evolution*. 29: 443-462.
- Krogman, W.M. (1931a). Studies in growth changes in the skull and face of anthropoids IV. Growth changes in the skull and face of the chimpanzee. *American Journal of Anatomy*. 47: 325-342.
- Krogman, W.M. (1931b). Studies in growth changes in the skull and face of anthropoids III. Growth changes in the skull and face of the gorilla. *American Journal of Anatomy*. 47: 89-115.
- Kurihara, S., Enlow, D.H., Rangel, R.D. (1980). Remodeling reversals in anterior parts of the human mandible and maxilla. *The Angle Orthodontics*. 50: 98-106
- Kuroe, K., Rosas, A. and Molleson, T. (2004), Variation in the cranial base orientation and facial skeleton in dry skulls sampled from three major populations. *European Journal of Orthodontics* 26:201-207.
- Lalueza-Fox, C., Sampietro, M.L., Caramelli, D., Puder, Y., Lari, M., Calafell, F., Bastir, M, Martínez-Maza, C., Fortea, J., de la Rasilla, M., Bertranpetit, J., and Rosas, A. (2005). Neandertal evolutionary genetics; mitochondrial DNA data from the Iberian Peninsula. *Molecular Biology and Evolution*. 22: 1077-1081.
- Lee, S. K., Kim, Y. S., Oh, H. S., Yang, K. H., Kim, E. C. and Chi, J. G. (2001). Prenatal development of the human mandible. *The Anatomical Record*. 263: 314-325.
- Lian, J. B. and Stein, G. S. (1999). The cells of bone. In M. J. Seibel, S. P. Robins & J. P. Bilezikian (eds): *Dynamics of bone and cartilage metabolism*, pp. 165-185. Academic Press, San Diego.
- Lieberman, D. E. (1995). Testing hypotheses about recent human evolution from skulls. *Integration morphology, function, development and phylogeny. Current Antropology*. 36: 159-197.
- Lieberman, D. E. (1999). Homology and Hominid Phylogeny: Problems and Potential Solutions. *Evolutionary Anthropology*. 7: 142-151.

- Lieberman, D. E. (2000). Ontogeny, homology, and phylogeny in the hominid craniofacial skeleton: the problem of the browridge. In P. O'Higgins & M. J. Cohn (eds): *Development, Growth and Evolution*, pp87-120. Academic Press, San Diego.
- Lieberman, D. E., Ross, C. F. and Ravosa, M. J. (2000). The primate cranial base: ontogeny, function and integration. *Yearbook of Physical Anthropology*. 43: 117-169.
- Loven, C. (1863). *Studier och undersoknixagar ofuer benvafnaden, fornamligast med afsunde pa dess utveckling*. Stockholm.
- Madeline, L. A. and Elster, A. D. (1995). Suture closure in the human chondrocranium: CT assessment. *Radiology*. 196: 747-756.
- Margerie, E., Cubo, J. and Castanet, J. (2002). Bone typology and growth rate: testing and quantifying "Amprino's rule" in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Comptes rendus biologies*. 325: 221-230.
- Margerie, E., Robin, J. P., Verrier, D., Cubo, J., Groscolas, R. and Castanet, J. (2004). Assessing a relationship between bone microstructure and growth rate: a fluorescent labelling study in the king penguin chick (*Aptenodytes patagonicus*). *Journal of Experimental Biology*. 207: 869-879.
- Marks, S. C. and Hermey, D. C. (1996). The structure and development of bone. In J. P. Bilezikian, L. G. Raisz & G.A. Rodan (eds): *Principles of Bone Biology*, pp. 3-14. London Academic Press, San Diego.
- Marks, S. C. and Popoff, S. N. (1988). Bone cell biology: the regulation of development, structure, and function in the skeleton. *American Journal of Anatomy*. 183: 1- 44.
- Marotti, G., Muglia, M. A. and Palumbo, C. (1994). Structure and function of lamellar bone. *Clin Rheumatol.*, 13 (Suppl): 63-68.
- Martin, R. B., Burr, D. B. and Sharkey, N. A. (1998). *Skeletal tissue mechanics*. New York: Springer-Verlag.
- Martin, R. B. (2000). Toward a unifying theory of bone remodeling. *Bone*. 26: 1-6.
- Martínez-Maza, C. (2002). *Patrones de remodelación ósea en las mandíbulas humanas de la Sima de los Huesos (Atapuerca). Introducción a la paleohistología craneofacial de los homínidos*. Tesina de licenciatura. Universidad Complutense de Madrid.
- Martínez-Maza, C. and Rosas, A. (2002). Bone remodeling in the Atapuerca-SH mandibles: implications for growth pattern in Middle Pleistocene hominids: a preliminary report. *Annual Meeting Issue. American Journal of Physical Anthropology*. 34(S):
- Martínez-Maza, C., Rosas, A. and García-Vargas, S. (2006). Bone paleohistology and human evolution. *Journal of Anthropological Sciences*. 84: 33-52.
- Matos Fernandes, M.T. (1985). *Coleções Osteológicas. Cem anos de Antropologia em Coimbra*. Coimbra: 77-81.
- Mausser, C., Enlow, D. H., Overman, D. O. and McCafferty, R. (1975). Growth and remodeling of the human fetal face and cranium. In *Determinants of mandibular form and growth*. J. A. McNamara (ed). Monograph 5. Craniofacial growth Series. Center for Human Growth and Development, University of Michigan, Ann Arbor.
- May, R. and Sheffer, D.B. (1999). Growth changes in measurements of upper facial positioning. *American Journal of Physical Anthropology*. 108: 269-280.
- Maynard Smith, J. (2000). Attitudes to animal behavior, pp. 628–640. In: *Evolutionary Genetics: From Molecules to Morphology*, edited by R. S. Singh and C. B. Krimbas. Cambridge University Press,

- Cambridge, UK.
- McCollum, M. A. (2000). Subnasal morphological variation in fossil hominids: a reassessment based on new observations and recent development findings. *American Journal of Physical Anthropology*. 112: 275-283.
- McCollum, M.A. and Ward, S.C. (1997). Subnasalveolar anatomy and hominoid phylogeny: evidence from comparative ontogeny. *American Journal of Physical Anthropology*. 102: 377-405.
- Merrot, O., Vacher, C., Merrot, S., Godlewski, G., Frigard, B. and Goudot, P. (2005). Changes in the edentate mandible in the elderly. *Surgical and radiologic anatomy*. 27:265-270.
- Mitteroecker P, Gunz P, Bernhard M, Schaefer K, and Bookstein FL (2004) Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *Journal of Human Evolution* 46:679-698.
- Mori, R., Kodaka, T., Sano, T., Yamagishi, N., Asari, M. and Naito, Y. (2003). Comparative histology of the laminar bone between young calves and foals. *Cell Tissues Organs*, 175: 43-50.
- Moss, M. L. (1960). A functional approach to craniology. *American Journal of Physical Anthropology*. 18: 281-292.
- Moss, M. L. (1972). Twenty years of functional cranial analysis. *American Journal of Orthodontics*. 61:479-485.
- Moss, M. L. (1997a). The functional matrix hypothesis revisited. 1. The role of mechanotransduction. *American journal of orthodontics and dentofacial orthopedics*. 112: 8-11.
- Moss, M. L. (1997b). The functional matrix hypothesis revisited. 2. The role of an osseous connected cellular network. *American journal of orthodontics and dentofacial orthopedics*. 112: 221-226.
- Moss, M. L. (1997c). The functional matrix hypothesis revisited. 3. The genomic thesis. *American journal of orthodontics and dentofacial orthopedics*. 112: 338-342.
- Moss, M. L. (1997d). The functional matrix hypothesis revisited. 4. The epigenetic antithesis and the resolving synthesis. *American journal of orthodontics and dentofacial orthopedics*. 112: 410-417.
- Moss, M. L. and Young, R. W. (1960). A functional approach to craniology. *American Journal of Physical Anthropology*. 18: 281-292.
- Moss, M. L. and Rankow, R. M. (1968). The role of the functional matrix in mandibular growth. *Angle Orthodontist* 38:95-103.
- Moss, M. L. and Salentijn, L (1969a) The capsular matrix. *American Journal of Orthodontics* 56:474-490.
- Moss, M. L. and Salentijn, L. (1969b). The primary role of functional matrices in facial growth. *American Journal of Orthodontics*. 55: 566-577.
- Moss M, and Salentijn L (1970) The logarithmic growth of the human mandible. *Acta Anat*. 77:341-360.
- Moss, M. L., Skalak, R., Dasgupta, G. and Vilmann, H. (1980). Space, time, and space-time in craniofacial growth. *American Journal of Orthodontics*. 77: 591-612.
- Moss, M. L., Skalak, R., Patel, H., Sen, K., Moss-Salentijn, L., Shinozuka, M. and Vilmann, H. (1985). Finite element method modeling of craniofacial growth. *American Journal of Orthodontics* 87:453-472.
- Mowbray, K. M. (2005). Surface bone histology of the occipital bone in humans and chimpanzees.

- The Anatomical Record (Part B: New Anat.) 283B: 14-22.
- O'Higgins, P., Bromage, T. G., Johnson, D. R., Moore, W. J. And McPhie, P (1991). A study of facial growth in the sooty mangabey *Cercocebus atys*. *Folia Primatologica*, 56, pp. 86-94.
- O'Higgins, P. and Dryden, I. L. (1993). Sexual dimorphism in hominoids: further studies of craniofacial shape differences in Pan, Gorilla and Pongo. *Journal of Human Evolution*. 24:183-205.
- O'Higgins, P. and Jones N. (1998). Facial growth in *Cercocebus torquatus*: an application of three-dimensional geometric morphometric techniques to the study of morphological variation. *Journal of Anatomy*. 193: 251-272.
- O'Higgins, P., Moore, W. J., Johnson, D. R. and MacAndrew, T. J. (1990). Patterns of cranial sexual dimorphism in certain groups of extant hominoids. *Journal of Zoology, London*. 222: 399-420.
- Olson, T. R. (1981). Basicranial morphology of the extant hominoids and Pliocene hominids: The new material from the Hadar Formation, Ethiopia, and its significance in early human evolution and taxonomy. In (C. B. Stringer, Ed.) *Aspects of Human Evolution*, pp. 99-128. London: Taylor & Francis.
- Ott, S. M. (1996). Theoretical and methodological approach. In J. P. Bilezikian, L. G. Raisz & G. A. Rodan (eds): *Principle of Bone Biology*, pp. 231- 241. London Academic Press, San Diego.
- Pameijer, C.H. (1978). Replica techniques for scanning electron microscopy - a review. *Scanning Electron Microscopy*. 2: 831-836.
- Parfitt, A. M. (1982). The coupling of bone formation to bone resorption: a critical analysis of the concept and of its relevance to the pathogenesis of osteoporosis. *Metab. Bone Dis. Relat. Res*. 4: 1-6.
- Pfefferkorn, G. and Boyde, A. (1974). Review of replica technique for scanning electron microscopy. *Scanning Electron Microscopy*. 1: 75-82.
- Ponce de Leon, M. S. and Zollikofer, C. P. (2001). Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature*. 412: 534-8.
- Radlanski, R. J. (2003). Prenatal craniofacial morphogenesis: four-dimensional visualization of morphogenetic processes. *Orthodontics and Craniofacial Research*. 6: 89-94.
- Radlanski, R. J. and Klarkowski, M. C. (2001). Bone remodeling of the human mandible. 3D reconstructions, morphometry and bone remodeling pattern, sizes 12- 117 mm CRL. *Anatomy and Embryology*. 207: 221- 232.
- Radlanski, R. J., Renz, H. and Klarkowski, M. C. (2003). Prenatal development of the human mandible. 3D reconstructions, morphometry and bone remodeling pattern, sizes 12-117 mm CRL. *Anatomy and Embryology*. 207: 221-232.
- Ravosa, M.J. (1988). Browridge development in Cercopithecidae: a test of two models. *American Journal of Physical Anthropology*. 76: 535-555.
- Ravosa, M. J. (1991). Ontogenetic perspective on mechanical and nonmechanical models of primate circumorbital morphology. *American Journal of Physical Anthropology*. 85: 95-112.
- Recker, R. R. (1996). Biopsies. In J.P. Bilezikian, L. G. Raisz & G.A. Rodan (eds): *Principles of Bone Biology*, pp. 1333-1342. London Academic Press, San Diego.
- Ricqlès, A. D., Meunier, F. J., Castanet, J. and Francillon-Viellot, H. (1991). Bone matrix and bone specific products. In: *Comparative microstructure of bone*. B. K. Hall (ed.). Boca Raton: CRC Press. pp: 1-78.

- Robling, A. G. and Stout, S. D. (2000). Histomorphometry of human cortical bone: applications to age estimation. In M. A. Katzengerg & S. R. Saunders (eds): *Biological Anthropology of the Human Skeleton*, pp. 187-213. Wiley-Liss, Inc.
- Rocha, M.A. (1995). Les collections ostéologiques humaines identifiées du Musée Anthropologique de l'Université de Coimbra. *Antropologia Portuguesa*, vol. 13, pp. 7-39.
- Rodriguez-Vazquez, J. F., Merida-Velasco, J. R., Merida-Velasco, J. A., Sanchez-Montesinos, I., Espin-Ferra, J., Jimenez-Collado, J. (1997). Development of Meckel's cartilage in the symphyseal region in man. *The Anatomical Record*. 249: 249-54.
- Rosas, A. (1992). Ontogenia y filogenia de la mandíbula en la evolución de los homínidos. Aplicación de un modelo de morfogénesis a las mandíbulas fósiles humanas de Atapuerca. Tesis de Licenciatura. Biología Animal. Madrid, Universidad Complutense de Madrid.
- Rosas, A. (1995a). Seventeen new mandibular specimens from the Atapuerca/Ibeas Middle Pleistocene hominids sample (1985-1992). *Journal of Human Evolution*. 28: 533-559.
- Rosas, A. (1995b). Structure of morphological variability of the Atapuerca hominids. A study with the sample of mandibles. In J. M. Bermúdez de Castro, J. L. Arsuaga & E. Carbonell (eds): *Human Evolution in Europe and the Atapuerca Evidence*, pp. 305- 331. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- Rosas, A. (1997). A gradient of size and shape for the Atapuerca sample and Middle Pleistocene hominid variability. *Journal of Human Evolution* . 33: 319-331.
- Rosas, A. (1998). Modelos de crecimiento en mandíbulas fósiles de homínidos. Atapuerca un nuevo paradigma. In: Aguirre E. (ed.). *Atapuerca y la evolución humana*. Madrid: Fundación Ramón Areces. pp: 241-275.
- Rosas, A. (2000). Ontogenetic approach to variation in Middle Pleistocene hominids. Evidence from the Atapuerca-SH mandibles. *Human Evolution*. 15: 83-98.
- Rosas A (2001) Occurrence of neanderthal features in mandibles from the Atapuerca-SH site. *Am J Phys Anthropol* 114:74-91.
- Rosas, A. (2002). Pautas y procesos de evolución en el linaje humano. In: *Evolución. La base de la biología*, M. Soler (ed.). pp: 355-372.
- Rosas, A. y Aguirre, E. (1999). Restos humanos neandertales de la Cueva del Sidrón, Piloña, Asturias. Nota preliminar. *Estudios Geológicos*. 55: 181-190.
- Rosas, A. and Bastir, M. (2004). Geometric Morphometric analysis of allometric variation in the mandibular morphology of the hominids of Atapuerca, Sima de los Huesos Site. *The Anatomical Record*. 278A: 551-560.
- Rosas, A., Fortea Perez, J., de la Rasilla Vives, M, Fernández Colón, P., Hidalgo González, A., Lacasa Marquina, E., Martínez Maza, C., García Tabernero, A. y Bastir, M. (2005). Restos neandertales de la Cueva de El Sidrón: una restauración al servicio de la investigación paleontológica. *PH Bolentín del Instituto Andaluz del Patrimonio Histórico*. 53: 70-73.
- Rosas A, M. Bastir, C. Martínez-Maza, García-Tabernero, A. and Lalueza-Fox, C. (2006). Evolutionary craniodental development in the Neanderthal lineage. A review in the light of new methods and fossils. in Harvati, K and Harrison, T. (editors) *Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives*. Springer: New York p.37-69.
- Rose, J.J. (1983). A replication technique for scanning electron microscopy: applications for anthro-

- pologists. *American Journal of Physical Anthropology* . 62: 255-261.
- Ross, C.F. and Henneberg, M. (1995) Basicranial flexion, relative brain size and facial kyphosis in *Homo sapiens* and some fossil hominids. *Am. J. Phys. Anthropol.* 98: 575-593.
- Ross, C. F. and Hylander, W. L. (1996). In vivo and in vitro bone strain in the owl monkey circumorbital region and the function of the postorbital septum. *American Journal of Physical Anthropology*. 101: 183-215.
- Ruvolo, M. (1997). Molecular phylogeny of the hominoids: inferences from multiple independent DNA sequence data sets. *Molecular biology and evolution*. 14: 248-265.
- Sadler, T. W. (1991). Langman. Embriología médica. 5ª edición. Editorial Médica Panamericana, Williams and Wilkins, Baltimore.
- Schünke, M., Schulte, E. and Schumacher, U. (2007). Prometheus. Texto y Atlas. Cabeza y neuroanatomía. Tomo 3. Editorial Médica Panamericana.
- Schwartz, J. H. and Tattersall I. (2000). The human chin revisited: what is it and who has it?. *Journal of Human Evolution*. 38: 367-409.
- Schwartz, J. H. and Tattersall, I. (2002). The human fossil record. Volume 1. Terminology and Cranio-dental morphology of genus *Homo* (Europe). Wiley-Riss (eds), pp 41-51.
- Scott, E. C. (1982). Replica production for scanning electron microscopy: a test of materials suitable for use in field settings. *Journal of Microscopy*. 125: 337-341.
- Seeman, E. (2003). Periosteal bone formation – A neglected determinant of bone strength. *The New England Journal of Medicine*. 349: 320-323.
- Shea, B. T. (1983). Allometry and heterochrony in the african apes. *American Journal of Physical Anthropology*. 62: 275-289.
- Shea, B. T. (1985). On aspects of skull form in african apes and orangutans, with implications for hominoid evolution. *American Journal of Physical Anthropology*. 68: 329-342.
- Shea, B.T. (1989). Heterochrony in human evolution: the case for neoteny reconsidered. *Yearbook of Physical Anthropology*, 32, pp. 60-101.
- Shea BT, and Russell MD (1986) On skull form and the supraorbital torus in primates. *Current Anthropology* 27:257-260.
- Shen, G. and Darendeliev, M. A. (2005). The adaptive remodeling of condylar cartilage- a transition from chondrogenesis to osteogenesis. *Journal of Dental Research*. 84: 691-699.
- Shipman, F. (1981). Applications of scanning electron microscopy to taphonomic problems. *Annual New York Academic of Sciences*. 376: 357-386.
- Siebert, J. R. and Swindler, D. R. (2002). Evolutionary changes in the midface and mandible: establishing the primate form. In: *Understanding Craniofacial Anomalies: The Etiopathogenesis of Craniosynostoses and Facial Clefting*, M.P. Mooney and M.I. Siegel (eds.). Wiley-Liss, Inc.
- Skelton, R.R. and H.M. McHenry (1992). Evolutionary relationships among early hominids. *Journal of Human Evolution*, 23: 309-349.
- Snodell, F. S., Nanda, R. S. and Currier, F. (1993). A longitudinal cephalometric study of transverse and vertical craniofacial growth. *American Journal of Dentofacial Orthopedics*. 104: 471-483.
- Solow, B. and Houston, J. (1988). Mandibular rotations: concepts and terminology. *European Journal of Orthodontics*. 10: 177-179.
- Starck, J. M. and Chinsamy, A. (2002). Bone microstructure and developmental plasticity in birds

- and other dinosaurs. *Journal of Morphology*, 254: 232-246.
- Stepanchuk, V. (1998). The Crimean Paleolithic: Genesis and Evolution between 140-30 kyr BP. *Préhistoire d'Anatolie, Genèse de deux mondes*, Liège. ERAUL 85: 261-300.
- Stover, S. M., Pool, R. R., Martin, R. B. and Morgan, J. P. (1992). Histological features of the dorsal cortex of the third metacarpal bone mid-diaphysis during postnatal growth in thoroughbred horses. *Journal of Anatomy*, 181: 455-469.
- Stringer, C. B., Hublin, J. J. and Vandermeersch, B. (1984). The origin of anatomically modern humans in Western Europe. In Smith F. H. and Spender F. (eds.) *The origins of moderns humans: a world survey of the fossil evidence*. New York: Alan R. Liss. pp: 51-135.
- Taylor, A. B. (2002). Masticatory form and function in the African apes. *American Journal of Physical Anthropology*. 117: 133-56.
- Taylor, A. B. (2006). Size and shape dimorphism in great ape mandibles and implications for fossil species recognition. *American Journal of Physical Anthropology*. 129: 82-98.
- Ten Cate, A. R. (1998). *Oral Histology: Development, Structure and Function*. 5th ed., Ed. Mosby, St. Louis.
- Trinkaus, E. (1983). *The Shanidar Neandertals*. New York: Academic Press.
- Trinkaus, E. (2003). Neandertal faces were not long; modern human faces are short. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100:8142-5.
- Uchida, A. (1998). Variation in tooth morphology of Gorilla gorilla. *Journal of Human Evolution*. 34: 55-70.
- Väänaänen, K. (1996). Osteoclast function: biology and mechanisms. In J. P. Bilezikian, L. G. Raisz & G. A. Rodan (eds): *Principles of Bone Biology*, pp. 103- 114. London Academic Press, San Diego.
- Vinyard, C.J. and Smith, F. H. (1997). Morphometric relationships between the supraorbital region and frontal sinus in Melanesian crania. *Homo* 48: 1-21.
- Vlček (1969). *Neandertaler der Tschechoslowakei*. Academia, Verlag der Tschechoslowakischen, Praga.
- Wallis, W. (1917). The development of the human chin. *The Anatomical Record*. 12: 315-328.
- Walters, M. and O'Higgins, P. (1992). Factors influencing craniofacial growth: a scanning electron microscope study of high resolution facial replicas. *Proceedings of the Australasian Society for Human Biology*. 5: 391-402.
- Ward, S. C. and Kimbel, W. H. (1983). Subnasal alveolar morphology and the systematic position of Sivapithecus. *American Journal of Physical Anthropology*. 61: 157-171.
- Wealthall, R. (2002). Surface remodelling of the facial skeleton in juvenile

- Macaca mulatta: implications for sexual dimorphism. *Folia Primatologica*. 73: 49-53.
- Weiss, P. and Ferris, W. (1954). Electron-microscopic study of the texture of the basement membrane of larval amphibian skin. *PNAS*. 40: 528-540.
- Williams, F. L. and Krovitz G. E. (2004). Ontogenetic migration of the mental foramen in Neandertals and modern humans. *Journal of Human Evolution*. 47: 199-219.
- Wood, B. (1985). Early Homo in Kenya, and its systematic relationships. In: Delson E. (ed.). *Ancestors: the hard evidence*. New York: Alan R. Liss. pp: 206-214.
- Wood, B. (1992). Origin and evolution of the genus Homo. *Nature*, 355: 783-790.
- Wood, B. and Collard M. (1999). The human genus. *Science*. 284: 65-71.
- Wood, B., Li, Y. and Willoughby, C. (1991). Intraspecific variation and sexual dimorphism in cranial and dental variables among higher primates and their bearing on the hominid fossil record. *Journal of Anatomy*. 174: 185-205.
- Yavuz, I., Ikbilal, A., Baydas, B. and Ceylan, I. (2004). Longitudinal posteroanterior changes in transverse and vertical craniofacial structures between 10 and 14 years of age. *The Angle of Orthodontists*. 74: 624-629.
- Yokoyama, Y. and Nguyen, H.V. (1981). Datation directe de l'homme de Tautavel par la spectrométrie gamma, non-destructive, du crâne humain fossile Arago XXI. *C. R. Acad. Sci. Paris*. 292: 927-930.